

Zum Verhalten des Krallenbeugersystems
bei der Stabheuschrecke *Carausius morosus* Br.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität

München

vorgelegt von

Christian Walther

aus München

1969

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg

1. Berichterstatter: Prof. Dr. Dr. h. c. H. AUTRUM

2. Berichterstatter: Prof. Dr. H. J. BECKER

Tag der mündlichen Prüfung: 12. Februar 1969



Sonderdruck

aus Zeitschrift f. vergl. Physiologie, Bd. 62, Heft 4, S. 421—460 (1969)

Springer-Verlag, Berlin · Heidelberg · New York

Zum Verhalten des Krallenbeugersystems bei der Stabheuschrecke *Carausius morosus* Br.*

CHRISTIAN WALTHER

Zoologisches Institut der Universität München

Eingegangen am 21. Februar 1969

The Behaviour of the Claw Flexor System in the Stick Insect Carausius morosus Br.

Summary. 1. Optical methods for the recording of the position and movements of the 5 unrestrained distal tarsal segments are described (Figs. 1—3). The position and movements of the tarsal segments allow immediate conclusions regarding the behaviour of the flexor unguinum muscle, since this is the only muscle controlling the joints.

2. Under the influence of walking the tonus in the flexor unguinum muscle of a restrained hind-leg is reduced; at the same time the latency of the reaction to a constant test stimulus is prolonged (Fig. 6, Table 2); both parameters show a diurnal periodicity when such periodicity is evident in the walking activity of the animal (Fig. 8, Table 2). These relationships no longer obtain when the ventral nerve cord of the animal has been severed between the second and the third thoracic ganglion (operated animals, Fig. 8, Table 2).

3. Through various stimuli it is possible to produce a rapid reduction of the tonus and at the same time a transient increase in the latency of reflex responses in the flexor unguinum muscle of the hind-leg of operated animals (Fig. 9). Occasionally such a simultaneous change in both parameters also develops without an external cause.

4. The form of reflex responses and readiness to grasp show endogenous fluctuations and transient changes as after-effects of various stimuli (Fig. 11). In extreme cases the muscle reacts temporarily by relaxing instead of contracting.

5. Two kinds of periodical tarsal movements are described:

a) Wagging. Faint movements, 80—120/min, displayed only by undisturbed animals at rest. Wagging can be superimposed on waving movements.

b) Waving. Stronger movements, 8—22/min. Afferent signals are probably not required for the pattern characteristic of this movement. Intact animals but rarely manifest waving movements spontaneously. In operated animals waving is much commoner. Towards the onset of waving tonus is usually reduced (Fig. 12) and the latency of reflex movements is increased. Between 90 and 280 muscle potentials appear during a single movement, caused by one (ore possibly more than one) motoneuron not responsible for tonus. Changes of the duration of movements and intervals are mostly, but not always, negatively correlated (Fig. 16). Through a short stimulus applied to the abdomen the waving can be suppressed for $\frac{1}{4}$ —3 min (Fig. 17); waving probably ceases during walking as well.

* Ich danke Herrn Prof. Dr. H. AUTRUM für die Anregung zu dieser Arbeit und die Unterstützung bei ihrer Durchführung. Für die Untersuchungen dienten z. T. Apparate, die Herrn Prof. AUTRUM von der Deutschen Forschungsgemeinschaft zur Verfügung gestellt wurden.

6. A short percussion stimulus administered after waving can either shorten or lengthen the interval during these movements (Figs. 18—20). There is no subsequent correction for the phase displacement thus introduced into the waving rhythm. The stimulus can cause a quick response (Fig. 22) which often develops into a waving movement. If the stimulus is given during the waving movement, the latter is usually prolonged; but it can also be terminated prematurely (Fig. 23). Under repeated stimulation the frequency of waving is increased; the waving rhythm can be synchronized with the stimuli if the interval between stimuli is not too short.

7. The following points are discussed:

- a) how it is possible that the same stimulus can elicit opposite reactions;
- b) conclusions concerning the control of tarsus movements during walking;
- c) the similarity of waving to the behaviour of certain neuronal oscillators in crustacea.

Zusammenfassung. 1. Optische Methoden zur Registrierung von Ruhestellung und Bewegungen der freibeweglichen 5 distalen Tarsenglieder werden beschrieben (Abb. 1—3). Die Bewegungen bzw. die Stellung der Tarsenglieder erlauben unmittelbare Rückschlüsse auf das Verhalten des Krallenbeugermuskels, da er als einziger die betreffenden Gelenke kontrolliert.

2. Beim Krallenbeugermuskel eines fixierten Hinterbeines verringert sich unter dem Einfluß von Laufaktivität der Tonus; gleichzeitig verlängert sich die Latenz der Reaktion auf einen konstanten Testreiz (Abb. 6, Tabelle 1); beide Parameter zeigen eine Tagesperiodik, wenn die Laufaktivität des Versuchstieres eine solche aufweist (Abb. 8, Tabelle 2). Diese Zusammenhänge lassen sich nicht mehr nachweisen, wenn das Bauchmark des Versuchstieres zwischen 2. und 3. Thorakalganglion durchtrennt ist („operiertes Tier“; Abb. 8, Tabelle 2).

3. Am Krallenbeugermuskel des Hinterbeines läßt sich bei „operierten Tieren“ durch verschiedene Reize eine rasche Verringerung des Tonus und zugleich eine vorübergehende Verlängerung der Latenzen reflektorisch ausgelöster Bewegungen hervorrufen (Abb. 9). Eine derartige gemeinsame Veränderung beider Parameter tritt zuweilen auch ohne äußeren Anlaß auf.

4. Die Form reflektorisch ausgelöster Bewegungen und die Greifbereitschaft zeigen endogene Schwankungen und ändern sich vorübergehend unter der Nachwirkung verschiedener Reize (Abb. 11). Im Extrem reagiert der Muskel zeitweilig mit Erschlaffung statt Kontraktion.

5. Zwei Arten periodischer Tarsenbewegungen werden beschrieben:

a) schwache „Wackelbewegungen“, 80—120/min; sie treten nur beim ruhenden, ungestörten Tier auf und können sich dem „Winken“ überlagern.

b) „Winken“: stärkere Bewegungen, 8—22/min. Für die Entstehung des charakteristischen Musters sind wahrscheinlich keine afferenten Meldungen nötig. Winken tritt selten bei unbeeinflussten, häufiger bei operierten Tieren auf. Es kann durch verschiedene Reize induziert werden. Dabei kommt es anfangs meist zu einer Verringerung des Tonus (Abb. 12) und einer Verlängerung der Latenzen reflektorisch ausgelöster Bewegungen. Während der Winkbewegungen treten Serien von 90 bis 280 Muskelpotentialen auf (Abb. 13, 14); sie werden von einem Motoneuron (evtl. mehreren) hervorgerufen, das nicht für den Tonus verantwortlich ist. Änderungen von Pausen- und Bewegungsdauer sind meist, aber nicht immer negativ korreliert (Abb. 16). Durch kurze Reizung am Abdomen läßt sich das Winken für $\frac{1}{4}$ —3 min unterdrücken (Abb. 17); auch bei Laufaktivität setzt es wahrscheinlich aus.

6. Wird ein kurzer Erschütterungsreiz während der Pause nach einer Winkbewegung gegeben, so kann die nächste Winkbewegung verfrüht oder verspätet

einsetzen (Abb. 18—20). Der Phasensprung des Winkrhythmus wird anschließend nicht wieder ausgeglichen. Der Reiz kann auch eine „rasche Antwort“ (Abb. 22) hervorrufen, die oft zu einer Winkbewegung überleitet.

Wird der Reiz während der Winkbewegung gegeben, so verlängert er sie meistens; er kann sie auch vorzeitig beenden (Abb. 23). Bei repetitiver Reizung erhöht sich die Winkfrequenz; der Winkrhythmus läßt sich mit den Reizen synchronisieren, falls diese etwas schneller aufeinanderfolgen als die Winkbewegungen des unbeeinflussten Tieres.

7. Folgende Punkte werden diskutiert:

a) Die Ursachen für das Auftreten entgegengesetzter Reaktionen auf einen konstanten Reiz;

b) Rückschlüsse auf die Steuerung der Tarsenbewegungen beim Laufen;

c) die Ähnlichkeit des Winkens mit dem Verhalten bestimmter neuronaler Oszillatoren bei Krebsen.

A. Einleitung

Ein Tier verhält sich in einer wiederholt gebotenen Testsituation fast nie völlig gleich. Die endogene Variabilität und die Modifizierung des Verhaltens durch Reize liefern Ansatzpunkte für eine Analyse der inneren Faktoren, die das Verhalten bestimmen (DETHIER et al., 1965; FRANZISKET, 1953; HEILIGENBERG, 1963, 1964).

Durch Ableitung von Muskelpotentialen ist bei Insekten und Krebsen bereits wiederholt gezeigt worden, daß viele verschiedenartige (auch „unspezifische“) Reize die Aktivität von Motoneuronen beeinflussen können (PRINGLE, 1940; RIJLANT, 1932; WILSON u. DAVIS, 1965). Oft treten die Veränderungen an den Motoneuronen von Antagonisten in gleichartiger Weise auf, so daß sie sich nach außen hin mechanisch kaum bemerkbar machen.

Je einfacher ein Untersuchungsobjekt ist, um so eher verspricht es Einsichten in die physiologischen Grundlagen seines variablen Verhaltens. Für die folgenden Untersuchungen wurde daher das Krallenbeugersystem¹ von *Carausius morosus* gewählt: Ein einziger Muskel kontrolliert hier die fünf distalen Fußgelenke.

Ein Parameter zur Charakterisierung reflektorisch ausgelöster Bewegungen ist die Latenz. Ein weiterer Parameter, der ein Maß für den Muskeltonus darstellt, ist die Tarsenkrümmung bei der Ruhestellung des Fußes. In mehrtägigen Versuchsserien wurde zunächst festgestellt, ob beim Fuß eines fixierten Hinterbeines diese beiden Parameter durch Laufaktivität beeinflusst werden und ob sie tagesperiodisch schwanken.

In weiteren Versuchen wurde geprüft, wie sich verschiedene kurzzeitige äußere Einflüsse auf beide Parameter auswirken. Im Laufe der Untersuchungen stellte sich heraus, daß auch die *Form* der reflektorisch ausgelösten Bewegungen variiert und gewisse Typen erkennen läßt.

1. Zum Krallenbeugersystem sollen im folgenden der Krallenbeugermuskel, die Motoneurone, die ihn kontrollieren, sowie die Gliedmaßen gerechnet werden, die von diesem Muskel bewegt werden können.

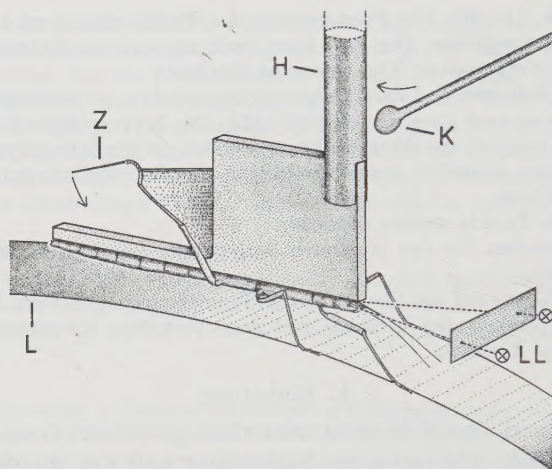


Abb. 1. Lage des Tieres bei Versuchen, die mit der aus Abb. 3 ersichtlichen Anordnung durchgeführt wurden. Beim Anschlagen des Klöppels (K) an die Stange der Halterung (H) entsteht ein Erschütterungsreiz („Klopfreiz“), den das Tier mit einer Tarsenbewegung beantwortet. In einem Teil der Versuche greifen die Vorder- und Mittelbeine an einem Laufband (L) an, das zur Registrierung der Aktivität verwendet wird. LL 2 Lämpchen mit denen den Augen ein Hell-Dunkel-Wechsel (12:12 Std) zur Beeinflussung der Laufaktivität geboten wird. Z Tarsenzeiger (vgl. Abb. 2 und 3)

Ferner traten des öfteren zwei Arten spontaner periodischer Bewegungsweisen auf, von denen die eine ausführlicher untersucht wurde.

Im folgenden wird zur sprachlichen Vereinfachung der Begriff „Disposition“ verwendet: Angenommen, ein Fuß reagiert zu einem bestimmten Zeitpunkt auf einen Kontaktreiz mit Greifen, so kann die dafür verantwortliche Konstellation innerer Faktoren als „Greifbereitschaft“ bezeichnet werden, auch wenn man nicht weiß, um welche physiologischen Erscheinungen es sich dabei handelt. Benötigt man zu einem späteren Zeitpunkt einen stärkeren Reiz, um Greifen auszulösen, so kann man sagen, die Greifbereitschaft sei jetzt geringer als beim ersten Mal. Die Tatsache, daß die Greifbereitschaft zu einem bestimmten Zeitpunkt groß bzw. klein ist, kann als Zeichen für eine momentane „Disposition“ des Krallenbeugersystems aufgefaßt werden. Der Ausdruck „Disposition“ bezeichnet also künftig stets die Konstellation physiologischer Faktoren, die sich nach außen hin im Verhalten des Krallenbeugersystems bemerkbar macht.

B. Methoden

Photoelektrische Registrierung von Tarsenbewegungen

Das Tier wurde mit dem Rücken an eine Metallplatte angeklebt. Das linke Hinterbein wurde amputiert, das rechte schräg nach hinten und steil nach oben

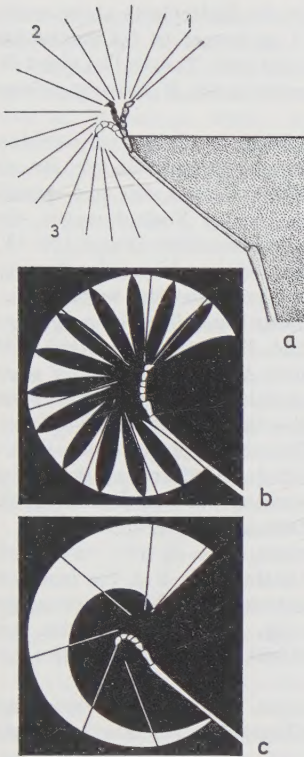


Abb. 2

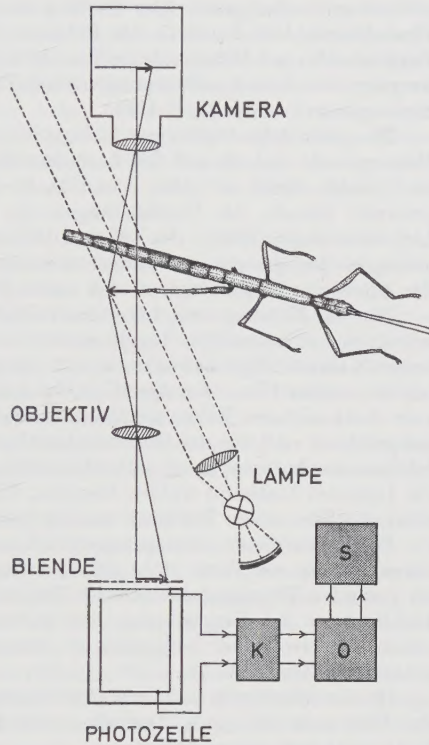


Abb. 3

Abb. 2a—c. Tarsenzeiger und Registrierblenden. a *Fixiertes Hinterbein* (vgl. Abb. 1) Auch das erste Tarsenglied ist festgelegt. Die Bewegungen der übrigen Tarsenglieder können anhand des am Prätarsus angeklebten Zeigers photoelektrisch registriert werden (s. Abb. 3). 1 extrem gestreckte, 2 mäßig, 3 stark gekrümmte Stellung. b *Sternähnliche Blende*, welche der Photozelle in Abb. 3 vorgesetzt wurde, um den Einsatz reflektorisch ausgelöster Tarsenbewegungen zu registrieren. Der in Wirklichkeit von der Blende abgedeckte Fuß und ein Teil der Tibia sind durchscheinend dargestellt, um den Bezug zu (a) zu verdeutlichen. Für einige Tarsenstellungen ist das von einem Objektiv erzeugte Bild des Zeigers (in Wirklichkeit ein heller Strich auf dunklem Grund) angegeben. Bereits bei einer kleinen Tarsenbewegung ändert sich die sichtbare Länge des Striches erheblich. Die photoelektrischen Signale werden mit Wechsellspannungs-Verstärkung registriert. c *Blende für fortlaufende Bewegungsregistrierung*. Mit zunehmender Tarsenkrümmung verringert sich die sichtbare Länge des Striches kontinuierlich. Die photoelektrischen Signale werden in diesem

Fall mit Gleichspannungs-Verstärkung registriert

Abb. 3. Anordnung zur photographischen und photoelektrischen Registrierung von Stellung bzw. Bewegung des rechten Hintertarsus. Der am Prätarsus befestigte Papierstreifen (s. Abb. 1 und 2a) ist als Pfeil dargestellt, der zu beiden Seiten des Tieres abgebildet wird. K Kathodenfolger, O Oszillograph, S Schreiber

geführt und in fast gestreckter Stellung an einem von der Halteplatte abstehenden Blech fixiert (Abb. 1 und 2). Am Prätarsus war ein 1 cm langer, ca. 0,4 mm breiter Papierstreifen mit Wachskolophonium befestigt. Da das erste Tarsenglied ebenfalls festgelegt war, konnten Bewegungen dieses Zeigers nur durch den *M. flexor unguinum* hervorgerufen werden (s. S. 428).

Das gebündelte Licht einer Halogenlampe beleuchtete den Zeiger vor dunklem Hintergrund, und ein auf der Lampenseite befindliches Objektiv bildete ihn als leuchtenden Strich ab (Abb. 2 und 3). In der Bildebene befand sich eine speziell geformte Blende, die Veränderungen der Zeigerstellung in Veränderungen des Lichtstromes übersetzte, der auf eine dahinter liegende Photozelle (Valvo 150 AV) gelangte. Bewegungen des Tarsus erzeugten auf diese Weise elektrische Signale, die mit einem Oszillographen oder einem Papiersreiber registriert wurden.

Für die Messung von Latenzen reflektorisch ausgelöster Tarsenbewegungen wurde eine sternähnliche Blende verwendet (Abb. 2b). Sie wurde so justiert, daß bereits kleinste Zeigerbewegungen von jeder beliebigen Ausgangslage aus zu einer (relativ starken) Zu- oder Abnahme des Lichtstromes führten. Dadurch wurde der vom Zeitpunkt des Reizes an überlaufende Strahl des Oszillographen beim Bewegungseinsatz steil von der Horizontalen abgelenkt. Eine elektrisch gesteuerte Kleinbildkamera photographierte solche Einzelstrahl-Überläufe, so daß anhand der Bilder die Latenzen bestimmt werden konnten. Eine Auswertung war nur dann möglich, wenn das Tier seinen Fuß kurz vor der jeweiligen Reizung ruhig gehalten hatte.

Für fortlaufende Bewegungsregistrierungen wurde eine Blende verwendet, deren Fenster die Form eines gekrümmten Keiles hatte (Abb. 2c). Sie bewirkte im gesamten Bewegungsbereich des Zeigers eine kontinuierliche Verringerung des Lichtstromes bei Vergrößerung der Tarsenkrümmung. Die Signale wurden mit einem Papiersreiber aufgezeichnet, dem sie verstärkt vom Oszillographen zugeleitet wurden (Abb. 3).

Da nur sehr wenig Licht zur Photokathode gelangte, war der Innenwiderstand der Photozelle sehr hoch. Deshalb wurde dem Oszillographen zur Anpassung ein Kathodenfolger vorgeschaltet.

Photographische Kontrolle von Tarsenstellung und -bewegung

Um ein Maß für die Abbeugung des Hintertarsus in Ruhelage und für die Stärke der Bewegungen zu erhalten, wurde bei vielen Versuchen zu bestimmten Zeitpunkten der Zeiger photographiert. Dazu diente eine umgebaute 35 mm-Kinokamera mit Einzelbildschaltung, die sich gegenüber der Photozelle befand (Abb. 3). Es wurde 8–10 sec belichtet. Die Bilder zeigen einen schwarzen Strich oder (wenn sich der Fuß während der Aufnahme bewegt hatte) einen fächerförmigen grauen Bereich. Die Auswertung erfolgte, indem die Winkellage des Zeigerbildes gegenüber einer willkürlichen, konstanten Bezugsgeraden ausgemessen wurde. In manchen Versuchen wurde ca. 15 sec vor jeder Reizung ein zusätzliches Bild gemacht, um entscheiden zu können, ob der Fuß Spontanbewegungen zeigte oder nicht (s. „Winken“, S. 441), und von welcher Ausgangslage und in welcher Richtung die reflektorisch ausgelöste Bewegung erfolgte. Dies war anhand eines einzelnen Bildes nicht immer klar zu erkennen.

Ershütterungsreize. Von einem elektrischen Klingelapparat war die Glocke entfernt worden. Er war so montiert, daß sein Klöppel bei einem kurzen Stromstoß einmal an die (metallische) Halterung des Tieres anschlug (s. Abb. 1), das darauf mit einer Tarsenbewegung reagierte. Der Stromstoß wurde von einem einfachen Reizgerät geliefert. Dieses ließ sich während spontaner periodischer Tarsenbewegungen durch den Einsatz der elektrischen Registriersignale mit wählbarer Verzögerung triggern. Dadurch war es möglich, den „Klopfreiz“ wiederholt in einer

ganz bestimmten Phase der nachfolgenden Pause oder Bewegung zu geben. Die Intensität des Reizes konnte durch Veränderung der Stromstärke variiert werden.

Registrierung der Laufaktivität. Den freien Beinen des fixierten Tieres konnte ein Laufrad aus leichtem Schaumstoff geboten werden (Durchmesser 50 cm, sonst wie bei WENDLER, 1964). Auf dessen Achse befand sich eine Kontaktscheibe (kupferkaschiertes Pertinax, nach Art von gedruckten Schaltungen). Beim Drehen des Rades wurden elektrische Impulse erzeugt (180/Umdrehung), die von einem Zähldruckgerät registriert wurden. Als Maß für die Aktivität diente die Zahl der 5-min-Intervalle, in denen Impulse zu registrieren waren.

Tagesperiodische Steuerung der Laufaktivität. Weder in völligem Dunkel (vgl. auch BÄSSLER, 1965) noch bei dem schwachen Dämmerlicht, das bei der photoelektrischen Registrierung in der Umgebung des Tieres herrschte, ließ sich eine circadiane Periodik der Laufaktivität feststellen. Doch konnte ein 24-Std-Rhythmus dadurch herbeigeführt werden, daß die vorderen Augenhälften des Tieres tagsüber (von 6.00–18.00 Uhr) hell angeleuchtet wurden. Um den Hell-Dunkel-Kontrast wirksamer zu machen, wurden die hinteren Augenhälften schwarz lackiert, so daß sie gegen das von rückwärts einfallende Streulicht abgeschirmt waren.

Bei Versuchen, die sich über mehrere Tage erstreckten, nahm die Laufaktivität gewöhnlich gegen Ende stark ab. Eine deutliche Rhythmik war meist nur in den ersten 3–4 Tagen vorhanden.

Langzeitversuche. Durch ein Zeitschaltwerk konnten Serienversuche über einige (2–5) Tage durchgeführt werden, bei denen in festen Abständen (z. B. alle 15 min) ein Programm wie z. B. das folgende ablief: Photographieren des Tarsenzeigers, gleichzeitig Reizung und photoelektrische Registrierung der Latenz der ausgelösten Tarsenbewegung; Abdruck des Zähldruckgerätes 1 min vor und nach dem Testreiz (sowie alle 5 min zwischen den Versuchen).

Ableitung von Muskelpotentialen. Am fixierten Hinterbein wurden kleine Löcher in die Cuticula gebohrt, um blanke Drähte (Durchmesser 50 μ) in den Ursprungsbereich der zu untersuchenden Muskeln einzuführen. Die indifferente Elektrode befand sich im Abdomen. Die Signale wurden am Oszillographen beobachtet bzw. gefilmt.

Operationen. Die Durchtrennung der Konnektive zwischen 2. und 3. Thorakalganglion wurde 1–2 Tage vor Beginn von Versuchen durchgeführt, damit die unmittelbaren Folgen der Verletzungen abklingen konnten. Um an den Beinnerven zu gelangen, mußte etwas Muskulatur zerstört werden; das Apodem des proximal im Femur sitzenden Chordotonalorgans wurde dabei aber nicht verletzt.

C. Zur Innervation der Krallenbeugermuskeln und ihrer mechanischen Funktionsweise

Innervation. Über die Innervation der Muskelgruppe und über mögliche Propriozeptoren ist eine eigene Untersuchung geplant. Hier nur einige Angaben:

Der femorale Muskel ist mindestens doppelt innerviert, wie an vital mit Methylenblau gefärbten Zupfpräparaten zu erkennen ist. Ein Axon muß vom „fast“-Typ sein, wie aus dem Vergleich von Bewegungsregistrierung und abgeleiteten Muskelpotentialen hervorgeht: Treten bei der Reaktion auf einen Klopfreiz neben kleineren Muskelpotentialen 1–2 „Riesenspikes“ auf, so erfolgt eine stärkere und raschere Bewegung als dann, wenn der Reiz nur die ersten (in etwa gleicher Anzahl und

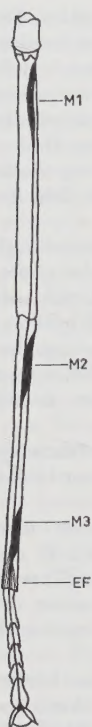


Abb. 4

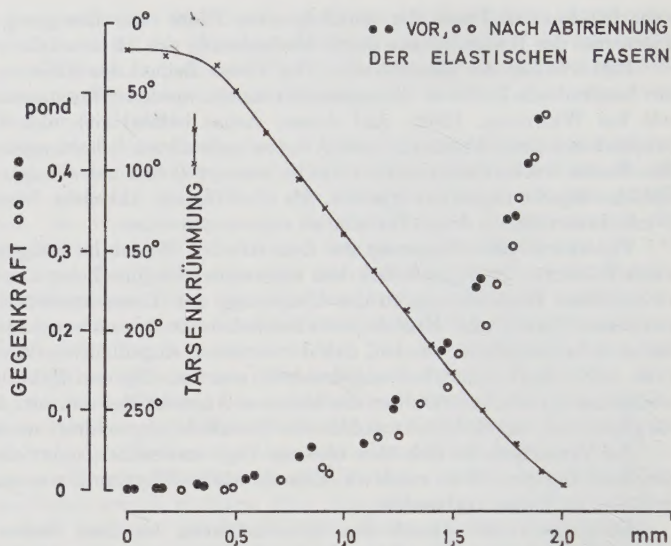


Abb. 5. Zunahme von Gegenkraft und Tarsenkrümmung (Ordinaten) in Abhängigkeit von dem Betrag, um den die Sehne (Apodem) nach proximal gezogen wurde (Abszisse). Die Gegenkraft wurde mit einem Biegebalken gemessen, an dessen freiem Ende die Sehne befestigt war. Der dargestellte Bereich wurde mehrmals durchgemessen. Je 2 Durchgänge, vor und nach Abtrennung der elastischen Fasern (Abb. 4, EF), sind wiedergegeben worden. Diese tragen nur wenig zur Gegenkraft bei. Die Tarsenkrümmung wurde in der Ausgangslage willkürlich gleich Null gesetzt. Ein Vergleich mit Absolutwerten in anderen Darstellungen ist nicht möglich

Abb. 4. Linkes Hinterbein von dorsal, schematisiert. M1, M2, M3 die 3 Teile des Krallenbeugers (*M. flexor unguinum*). EF elastische Fasern, die zwischen Tibiaende und Apodem des Krallenbeugers angespannt sind. Übrige Muskulatur fortgelassen

Frequenz) hervorruft. Eine doppelte Innervation wird auch für den femoralen Muskel von den Feldheuschrecken *Locusta*, *Schistocerca* und *Romalea* sowie den Schaben *Blaberus* und *Periplaneta* angegeben (DRESDEN u. NIJENHUIS, 1958; HOYLE, 1955; USHERWOOD u. MACHILL, 1968). Einige der hier zu berichtenden Ergebnisse (s. S. 444) lassen sich allerdings kaum verstehen, wenn man nicht eine mindestens dreifache Innervation annimmt.

Mechanik. Die drei Muskeln (Abb. 4: M1, M2, M3) setzen an einem gemeinsamen Apodem an, das am Prätarsus endet. Antagonisten fehlen. Beim Abbeugen entwickelt sich in den Fußgelenken eine elastische Gegenkraft (Abb. 5), so daß beim Nachlassen der Muskelspannung der

Fuß von selbst in eine gestreckte Lage zurückkehrt. Ein Bündel elastischer Fasern (Abb. 4, *EF*), das zwischen Tibiaende und Unguitractor-Apodem ausgespannt ist, leistet hierzu nur einen geringfügigen Beitrag (Abb. 5).

Die Tarsenkrümmung, definiert durch die Winkelstellung des am Klauenglied befestigten Zeigers, nimmt beim Hineinziehen der Sehne in einem weiteren Bereich etwa linear zu (Abb. 5). Da die Gegenkraft parabelartig ansteigt, ist die Arbeit, die einer Krümmungszunahme um einen bestimmten (Grad-)Betrag zugrunde liegt, um so größer, je stärker der Fuß in der Ausgangslage bereits abgewinkelt war. Daher ist die Krümmungszunahme (z. B. bei einer reflektorisch ausgelösten Bewegung) kein absolutes Maß für die Stärke einer Muskelkontraktion und die zugrunde liegende nervöse Aktivierung.

Im folgenden wird die Tarsenkrümmung, von der aus Bewegungen erfolgen, als Maß für den Muskeltonus verwendet. Sie liegt größtenteils in der oberen Hälfte des von Abb. 5 erfaßten Bereiches. Die dafür aufzubringende Kraft ($< 0,1p$) ist gering, daran gemessen, daß ein Fuß als maximale Dauerlast ungefähr ein Gewicht von $13p$ halten kann. Man darf aber nicht aus der geringen Kraft auf eine entsprechend geringe nervöse Aktivierung der Muskeln schließen. Denn diese besitzen beim Halten schon deshalb eine größere Kraft, weil sie etwas gedehnt werden (der Abstand des Prätarsus von der Tibia vergrößert sich durch Dehnung der Gelenkhäute um etwa $\frac{1}{2}$ mm, und alle Fußgelenke, außer dem des Prätarsus, sind weitgehend gestreckt) und weil sie sich nahezu isometrisch kontrahieren.

D. Ergebnisse

I. Langzeituntersuchungen mit Tieren in der Laufradanordnung

Den Tieren wurde alle 15 min ein konstanter Reiz unter konstanten äußeren Bedingungen geboten, um eine kurze Tarsenbewegung auszulösen (vgl. Methoden und S. 437). In einem über 2—5 Tage ausgedehnten Versuch wurden die Latenzen der Reaktionen sowie, in kürzeren Abständen, die Krümmung des Tarsus bestimmt. Es sollte festgestellt werden, ob eine Korrelation zwischen den Schwankungen der beiden Parameter besteht; zweitens, ob sich die durch beide Parameter gekennzeichnete „Disposition“ des Krallenbeugersystems (vgl. S. 424) im Zusammenhang mit der Laufaktivität ändert, die ebenfalls fortlaufend kontrolliert wurde); drittens, ob die Disposition unter den gewählten Versuchsbedingungen eine Tagesperiodik zeigt.

Trotz der unbekannten Wirkungsweise schien für diese Untersuchungen der leicht zu applizierende und gut reproduzierbare „Klopfreiz“ geeignet (s. „Erschütterungsreize“, S. 426). Er ist auch noch an einem isolierten Thorakalsegment wirksam, so daß auch Versuche nach Konnektivdurchtrennung möglich sind. Die Reak-

tionsbereitschaft läßt auch bei häufiger Wiederholung dieses Reizes nicht nach. Die ausgelösten Bewegungen zeigen fast stets einen steilen Einsatz, was für die Latenzmessung günstig ist. In der Tibia und in der distalen Hälfte des Femur liegen keine Rezeptoren, die für die Auslösung der Reaktion durch Klopfreize notwendig sind; dies läßt sich anhand von Nervendurchtrennungen zeigen.

Die Latenzen der ausgelösten Bewegungen liegen (bei Reizen mittlerer Stärke, wie sie in diesen Versuchen verwendet wurden) grobenteils im Bereich von 10—25 msec, können aber größer als 50 msec werden; die kürzesten betragen 8 msec. Sie werden von der Reaktion des proximalen Muskels (Abb. 4, *MI*) bestimmt. Für Muskelpotentiale wurden dort bei sehr starken Reizen als kürzeste Latenzen 3 msec für Riesenspikes und 4 msec für kleinere Signale gemessen. Erstere treten auch bei der für Langzeitversuche verwendeten Reizstärke häufig auf und erscheinen dann gewöhnlich früher als die kleineren Potentiale.

1. Ergebnisse mit intakten Tieren

Die Latenzen der durch Klopfreize ausgelösten Tarsenbewegungen sind im Mittel etwas länger, wenn im 5-min-Intervall vor der Reizung Laufaktivität zu bemerken ist (Tabelle 1). Läuft das Tier in der Minute vor dem Reiz, so erhält man (falls eine Messung überhaupt möglich ist) fast stets sehr lange Latenzen (größer als 25 msec).

Tabelle 1. *Verlängerung der Latenzmittelwerte während der Dunkelphase unter dem Einfluß von Laufaktivität*

Mittelwert der Latenz Im 5 min-Intervall vor der Einzelmessung wurde		Prüfung der Differenz mit dem <i>t</i> -Test	Zahl der Werte für	
a) Laufen festgestellt	b) kein Laufen festgestellt		a)	b)
19,3 msec	14,7 msec	$p < 0,002$	14	26
16,8 msec	14,6 msec	$p < 0,0027$	23	62
19,0 msec	16,4 msec	$p < 0,001$	25	87

Ein vergleichbares Verhalten zeigt der Tonus (Abb. 6): Schwache Tarsenkrümmung (also geringer Tonus) wird im Zusammenhang mit Laufaktivität häufiger registriert als in der übrigen Zeit.

Für die Vergleiche in Tabelle 1 bzw. Abb. 6 wurden nur die Werte aus den „Dunkel“-Phasen verwendet. Dadurch wurde der Tatsache Rechnung getragen, daß die Augen der Versuchstiere tagsüber angeleuchtet wurden (s. S. 427). Es wäre denkbar, daß dies bereits einen Einfluß auf die Latenz und den Tonus ausübt; dieser würde aber bei der Beschränkung auf Nachtwerte eliminiert.

Obwohl die Tiere dunkelaktiv sind, ruhen sie auch nachts oft längere Zeit. Manchmal wird nur in einem kurzen Intervall (5 oder 10 min) etwas Aktivität registriert, während lange davor und danach Ruhe herrscht.

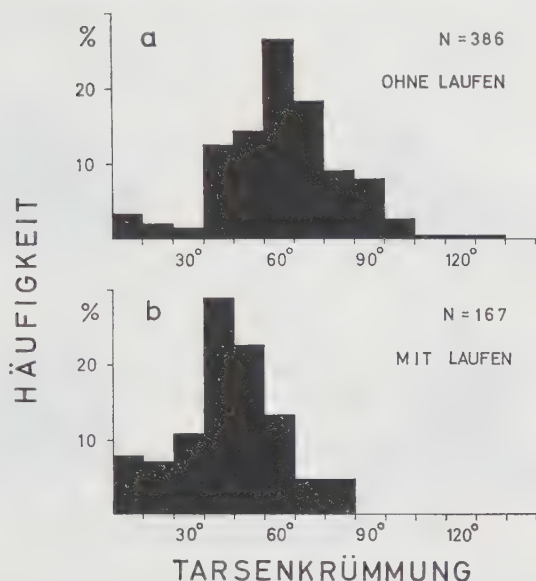


Abb. 6a u. b. Verringerung der Tarsenkrümmung bzw. des Muskeltonus unter dem Einfluß von Laufaktivität. Für ein einzelnes Tier wurden die Tarsenkrümmungswerte aus 4 aufeinanderfolgenden Dunkelphasen in 2 Gruppen gesondert, je nachdem, ob innerhalb der 5 min vor der betreffenden Messung Laufaktivität festgestellt wurde (b) oder nicht (a). Die Tarsenkrümmung ist ein Maß für den Tonus (vgl. Abb. 5). Die Absolutwerte der Tarsenkrümmung sind nicht mit denen anderer Abbildungen vergleichbar. N = Zahl der Werte

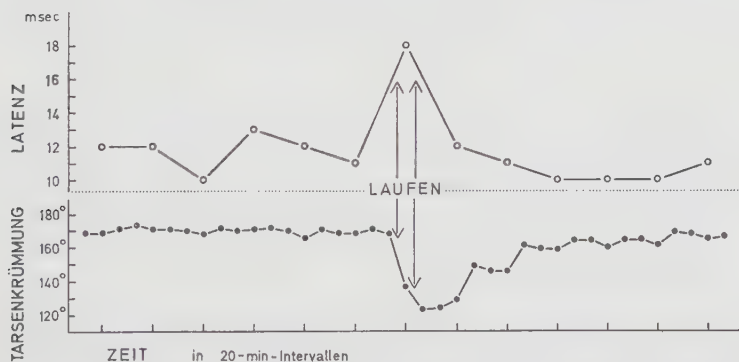


Abb. 7. Beeinflussung von Tonus und Latenz durch kurze Laufaktivität während der Dunkelphase

In derartigen Fällen ist meistens die Latenz vorübergehend verlängert und der Tonus vermindert (Abb. 7). Dieser erreicht sein ungefähres ursprüngliches Niveau erst nach einem langsamen Rückgang.

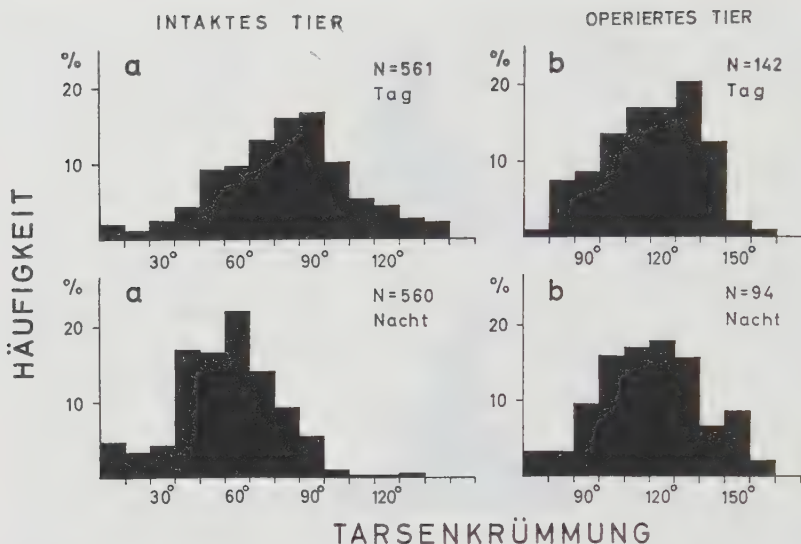


Abb. 8a u. b. Tag-Nacht-Unterschied des Muskeltonus. Häufigkeit verschiedener Tarsenkrümmungen in der Hellphase („Tag“) und in der Dunkelfase („Nacht“). *a* Intaktes Tier. Werte von 4 aufeinanderfolgenden Tagen bzw. Nächten zusammengefaßt. Man erkennt deutlich eine Bevorzugung kleinerer Werte (geringer Tonus) in der Dunkelfase. *b* Versuch mit einem Tier, dem vorher die Konnektive zwischen 2. und 3. Thorakalganglion durchtrennt worden waren. Werte von 2 Tagen und 3 Nächten, die aufeinanderfolgten, zusammengefaßt. Gemessen am Ergebnis von *a* läßt sich hier kein überzeugender Unterschied zwischen Tag und Nacht mehr feststellen. Ein zweiter Versuch mit einem anderen Tier bestätigte dies. Die Laufaktivität war in den einzelnen Nächten (bei *a* ebenso wie bei *b*) mindestens doppelt so groß wie an den Tagen. Die Absolutwerte der Tarsenkrümmung von *a* sind nicht mit denen von *b* oder denen anderer Abbildungen zu vergleichen. *N* Zahl der Werte

Mehrfach treten Latenzen von 8—12 msec in Fällen auf, in denen zwar nicht in den 5 min *vor*, aber bereits in der 1. min *nach* dem Reiz Laufen festgestellt wurde. Dagegen waren, wie erwähnt, die Latenzen stets sehr lang, wenn das Tier in der Minute *vor* dem Test lief. Offensichtlich werden Latenz und Tonus also erst durch das Laufen selbst und noch einige Zeit danach beeinflußt.

Auf Grund des bisher Gesagten ist bereits zu erwarten, daß Tonus und Latenz eine Tagesperiodik zeigen, solange die Laufaktivität des Versuchstieres ebenfalls eine solche aufweist. Das ist der Fall (Tabelle 2 bzw. Abb. 8a): tagsüber sind im Mittel die Latenzen kürzer und der Tonus höher als nachts, da die Tiere dunkelaktiv sind.

Es gibt vorläufig keine Anzeichen dafür, daß diese Periodik durch einen direkten Einfluß des Hell-Dunkel-Wechsels mitbedingt ist: Bei mehrtägigen Versuchen wird bisweilen in den letzten 24 Std fast gar keine Laufaktivität mehr registriert, obwohl

Tabelle 2. Tag-Nacht-Unterschied der Latenzen

Konnektive zwischen Th ₂ und Th ₃	Mittelwerte von Latenzen der		Prüfung der Differenz mit dem <i>t</i> -Test	Zahl der verwendeten Werte für	
	a) Hellphase	b) Dunkelphase		a)	b)
intakt	12,0 msec	15,2 msec	$p < 0,0002$	98	101
intakt	12,3 msec	15,5 msec	$p < 0,0005$	96	94
intakt	15,1 msec	18,1 msec	$p < 0,001$	31	42
durchtrennt	12,2 msec	12,8 msec	$p = 0,17$	74	82
durchtrennt ^a	11,9 msec	12,1 msec	$p = 0,58$	65	121

Ergebnisse von 5 verschiedenen Versuchen. Werte mehrerer Tage und Nächte zusammengefaßt. Laufaktivität in den einzelnen Nächten mindestens doppelt so hoch wie an den Tagen.

^a Innerhalb der 48 Std dieses Versuches nahmen die Latenzen im Mittel etwas ab. Um diesen Trend zu eliminieren, wurde der Mittelwert für die beiden Nächte mit dem des dazwischenliegenden Tages verglichen. Der umgekehrte Vergleich zweier Tage mit einer Nacht ergibt ein entsprechendes Resultat.

die Augen des Tieres weiterhin dem Licht-Dunkel-Wechsel ausgesetzt sind. Die Latenzen und die Werte der Tarsenkrümmung liegen dann auch „nachts“ in den Bereichen der Tagwerte, und es läßt sich kein Tag-Nacht-Unterschied mehr nachweisen.

2. Ergebnisse bei Tieren mit durchtrenntem Bauchmark

Es sollte geprüft werden, ob auch nach Durchtrennung der Konnektive zwischen 2. und 3. Thorakalganglion Tag-Nacht-Unterschiede der Tarsenkrümmung und der Latenzen beim Hinterfuß auftreten, falls die Laufaktivität eine Periodik zeigt. Der Durchführung entsprechender Versuche standen allerdings Schwierigkeiten entgegen.

Nach der Operation ist vielfach der Tonus zunächst extrem schwach; selbst sehr starke Klopfreize lösen dann keine oder nur sehr schwache Reaktionen aus, deren Latenzen gewöhnlich mehr als 30 msec betragen. Im allgemeinen haben sich Tonus und Reaktionsbereitschaft bis zum nächsten Tage wieder erholt, so daß man Serienversuche (wie S. 429) durchführen kann. Jedoch zeigt nur ein Teil der Tiere eine ausreichende Laufaktivität, die einen Tag-Nacht-Rhythmus erkennen läßt. Ferner treten spontane periodische Winkbewegungen (s. S. 441) viel öfter auf als bei intakten Tieren und schränken die Möglichkeit, Latenzen zu registrieren, stark ein (s. S. 426).

Zwei verwendbare Versuche ergeben keinen Hinweis auf einen Tag-Nacht-Rhythmus von Tonus und Latenz (Abb. 8b; Tabelle 2). Längere Latenzen (ab 16 msec) kommen sehr viel seltener vor als in Versuchen mit intakten Tieren (bei gleicher Reizintensität). Ihr Auftreten zeigt, ebenso wie eine vorübergehende Abnahme des Tonus, keinen Zusammenhang mehr mit Aktivitätsschüben, wie er bei intakten Tieren gefunden wurde. (Über die Beziehung zwischen Tonus und Latenz s. S. 436.)

II. Gemeinsames Schwanken von Tonus und Latenz unter verschiedenen Bedingungen

Die vorangegangenen Versuche zeigen, daß sich nur bei intakten Tieren die „Disposition“ des Krallenbeugersystems (des fixierten Hinterbeines) unter dem Einfluß von Laufaktivität ändert. Als Ursache müssen deshalb direkte Einflüsse vom vorderen Teil des Zentralnervensystems auf das Thorakalganglion 3 angenommen werden.

Doch auch wenn solche Einflüsse nicht möglich sind, kann sich die „Disposition“ ändern, teils unter der Wirkung äußerer Faktoren, teils ohne daß man solche dafür verantwortlich machen kann. Dies zeigen die folgenden Untersuchungen. Sie wurden an Hinterfüßen von Versuchstieren durchgeführt, deren Bauchmark zwischen dem 2. und 3. Thorakalganglion durchtrennt war („operierte Tiere“).

1. Reizung am Abdomen

Berührt man ein in der beschriebenen Weise fixiertes Tier mit dem Finger einige Sekunden am Körperende, so beobachtet man dabei häufig einige unregelmäßige Auf- und Abbewegungen des Tarsus, die bis zu $\frac{1}{4}$ min anhalten können. Andeutungsweise ist zu erkennen, daß sich dabei das ganze Bein zu bewegen versucht (nicht festgelegte Beine zeigen mehr oder minder heftige Bewegungen in beliebige Richtungen). In den ersten Minuten nach dem Berührungsreiz ist der Tonus deutlich vermindert; er nimmt nur allmählich wieder zu; gleichzeitig ist die Latenz vorübergehend verlängert (Abb. 9). Die Reaktion auf Klopfreize geringer Stärke kann mehrere Minuten lang ausbleiben; auch kann der Verlauf einer ausgelösten Bewegung verändert sein (s. S. 438).

In einer kleineren Zahl von Fällen beobachtet man allerdings bei bloßer Berührung der Abdomenspitze nur eine momentane Reaktion des Tarsus, aber keine Nachwirkungen der beschriebenen Art. Dagegen treten diese stets in sehr ausgeprägter Weise auf, wenn man das Hinterleibsende mit einem organischen Lösungsmittel (z. B. Essigsäureäthylester, Xylol, Benzol) benetzt.

2. Reizung am Fuß

Bringt man organisches Lösungsmittel an den Fuß des fixierten Hinterbeines, so nimmt er fast ausnahmslos nach einigen heftigen Auf- und Abbewegungen eine stark gestreckte Stellung ein. Der Tonus steigt anschließend nur langsam wieder an; es kann über 30 min dauern, bis die ursprüngliche Tarsenkrümmung wieder erreicht worden ist.

Dasselbe erreicht man auch, wenn man z. B. etwas heißes Wachs-kolophonium an den Fuß bringt oder wenn man ihn anfaßt oder gegen eine Unterlage drückt. Frei bewegliche Beine werden auf den Reiz hin

meist weggehoben; sie können mehrere Hin- und Herbewegungen ausführen und werden oft erst nach mehreren Minuten wieder aufgesetzt.

Man kann die beschriebene Wirkung durch entsprechende Reize sowohl bei intakten wie bei operierten Tieren an jedem beliebigen Fuß hervorrufen. Sie scheint aber bei operierten Tieren an den Hinterfüßen besonders ausgeprägt zu sein.

Bei einem Tier wurde in 3 Versuchen kontrolliert, wie die Reizung des Hinterfußes mit organischem Lösungsmittel sich auf die Beantwortung von Klopfreizen mittlerer Stärke auswirkt. Sie war jedes Mal zunächst für ca. 15 min unterdrückt. Später traten Reaktionen mit Latenzen von 40—70 msec auf; Werte zwischen 12 und 20 msec wurden erst

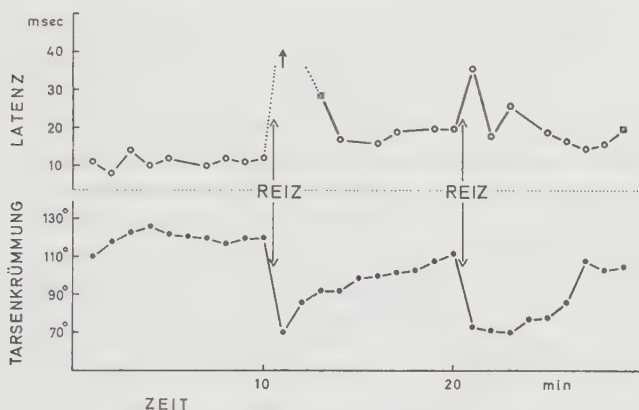


Abb. 9. Beeinflussung von Tonus und Latenz durch einen Reiz am Abdomen eines operierten Tieres. Das Bauchmark des Versuchstieres war zwischen 2. und 3. Thorakalganglion durchtrennt. Oben Latenz der Antwort auf Klopfreiz; unten Tarsenkrümmung. Bei „Reiz“ wurde die Abdomenspitze von ventral berührt. An der mit dem kleinen Pfeil bezeichneten Stelle war die Latenz länger als 60 msec (der Bewegungseinsatz erfolgte erst, als der Überlauf des Oszillographenstrahls bereits beendet war). Vgl. auch Abb. 7. Die Absolutwerte der Tarsenkrümmung sind nicht mit denen von anderen Abbildungen vergleichbar

1—1½ Std nach der Reizung wieder gemessen. (Auch bei diesen Versuchen bewirkte der Reiz eine starke Verringerung des Tonus.)

3. Nachwirkungen einer CO₂-Narkose

Werden intakte oder operierte Tiere für 5 min in CO₂ gebracht, so zeigen sie anschließend stets eine vollkommen schlaffe Tarsenhaltung (an allen Beinen). Meistens beginnt 5—10 min später eine langsame Tonuszunahme, die sich über 10—20 min hinzieht.

Auch hier sind die Latenzen der Reaktionen auf Klopfreize zunächst erheblich verlängert; für schwache Intensitäten kann die Antwort sogar

einige Zeit (etwa bis zu 15 min nach Beendigung der Narkose) unterbleiben. Es kann über 30 min dauern, ehe die Latenzen wieder so kurz wie vor der Narkose sind.

4. Verhalten ohne äußere Beeinflussung

Bei manchen Tieren verringert sich die Tarsenkrümmung — bei Beobachtung über 24 Std oder länger — in Abständen von 1—4 Std, und zwar in der Regel mehr oder weniger sprunghaft. Sie nimmt anschließend im Durchschnitt langsamer zu, als sie abgenommen hat; bisweilen ergibt sich ein ähnlicher Verlauf wie in Abb. 7 oder 9.

Auch in einem der S. 433 besprochenen Dauerversuche mit operierten Tieren trat ein derartiges Verhalten auf. Der Mittelwert der Latenzen, die gleichzeitig mit dem ersten niedrigen Wert der Tarsenkrümmung bei solchen „Sprüngen“ (d.h. Rückgang um mindestens 20° innerhalb von 10 min) gemessen wurden, beträgt 16,8 msec. Die Latenzen, die jeweils 10 min davor registriert wurden, dauerten im Mittel 12,5 msec (die Differenz von 4,3 msec ist nach dem *t*-Test mit $p \approx 0,001$ gesichert). Auch ohne äußeren Anlaß kann es also zu einer Verlängerung der Latenz im Zusammenhang mit einer Verringerung des Tonus kommen.

Läßt man jedoch den zeitlichen Verlauf der Parameter außer Betracht, so ist anhand der Gesamtheit der Werte kaum noch ein Zusammenhang zu erkennen (Abb. 10; es handelt sich um denselben Versuch, auf den sich der vorhergehende Absatz bezieht). Tonus und Latenz sind weitgehend voneinander unabhängig. (Dabei ist jedoch zu berücksichtigen, daß extrem lange Latenzen hier nicht auftraten). Diese Unabhängigkeit zeigen fast in gleichem Maße entsprechende Diagramme für die S. 430ff. geschilderten Versuche mit intakten Tieren.

Korrelierte Veränderungen von Tonus und Latenz, wie sie in verschiedenen Zusammenhängen gefunden wurden, beruhen also vermutlich nicht auf einer ein- oder wechselseitigen Abhängigkeit zwischen den für diese beiden Parameter unmittelbar verantwortlichen zentralnervösen Instanzen. Vielmehr ist anzunehmen, daß es (ein oder mehrere) Zentren gibt, die durch Veränderung ihrer Aktivität (beim Laufen; nach den besprochenen Reizen; oder von selbst) beide Parameter zugleich beeinflussen.

III. Variabilität und Beeinflußbarkeit der Bewegungsweise bei Reaktionen auf verschiedene Reize

1. Reaktionen auf Klopfreize

In diesem wie auch im nächsten Abschnitt werden Beobachtungen behandelt, die am Fuß ohne Kontakt mit einem Untergrund gemacht wurden. Das Bein, dessen Fuß untersucht wurde, war teils in der früher

beschriebenen Weise fixiert, teils frei beweglich. Die Versuche wurden, sofern nicht anders vermerkt, an Hinterfüßen von „operierten“ Tieren gemacht (vgl. S. 434).

Am häufigsten nimmt die Krümmung des Tarsus — auch bei intakten Tieren — als Reaktion auf einen Klopfreiz schnell zu; unmittelbar anschließend verringert sie sich langsam wieder („Hin“- bzw. „Rückbewegung“). Nach 1—10 sec befindet sich der Fuß wieder in seiner Ausgangsstellung (Abb. 11, 1). Je stärker der Reiz ist, desto größer sind „Ausschlag“ und Dauer der Bewegung und desto kürzer ist die Latenz.

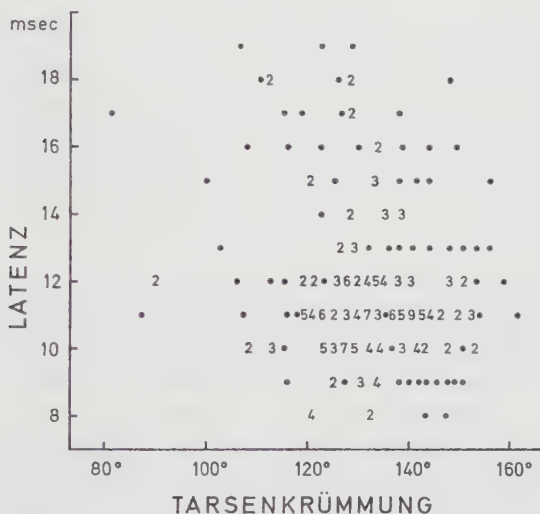


Abb. 10. Kombinationen von Einzelwerten für Tarsenkrümmung und Latenz. Alle Messungen stammen vom Hintertarsus eines Tieres, dem das Bauchmark zwischen 2. und 3. Thorakalganglion durchtrennt worden war. Die „Disposition“ wurde nicht durch Reize beeinflusst. Die Zahlen 2—9 an Stelle von Punkten geben an, wie oft die betreffende Kombination festgestellt wurde. Innerhalb eines großen Bereiches können beliebige Kombinationen auftreten

Zwei andere Bewegungsweisen, die bei mehreren Tieren in wiederholtem Wechsel mit diesem Grundtyp auftraten, sind in Abb. 11, 3 und 4 wiedergegeben. Typ 4 entspricht dem Bewegungsablauf beim „Winken“ (s. S. 441 ff.), welches sich auf diese Weise bereits mehrere Minuten, ehe es in Erscheinung tritt, ankündigen kann. Die Ausschläge sind in diesem Fall im Durchschnitt größer als beim Grundtyp. Bei Typ 3 erfolgt die Rückbewegung zunächst über die ursprüngliche Ausgangslage hinaus, und es kann bis zu $1\frac{1}{2}$ min dauern, ehe diese durch eine allmähliche Krümmungszunahme wieder erreicht worden ist. Je stärker der Reiz,

desto weiter erfolgt nicht nur die Hinbewegung, sondern auch das anschließende „Überschwingen“. Dieser Typ kann gegenüber dem Grundtyp überwiegen (so z.B. in dem Langzeitversuch, welcher Abb. 12 zugrunde liegt; hier trat der Grundtyp bevorzugt zwischen den Perioden mit „Winken“ auf).

Gibt man den Testreiz in Abständen von 3—5 min, so kann die Form einer Bewegung bereits innerhalb einer Stunde mehrfach wechseln, z.B. zweimal zwischen dem Grundtyp und der in Abb. 11, 5 dargestellten Bewegungsweise.

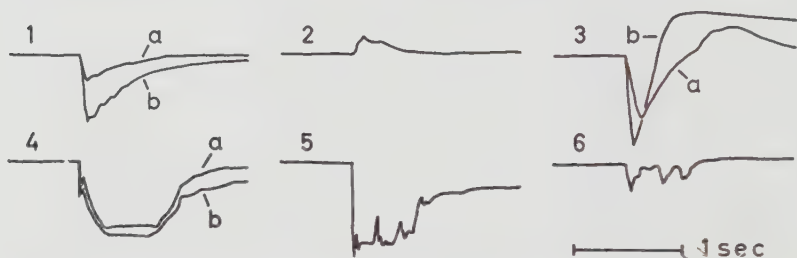


Abb. 11. Verschiedenartige Bewegungsverläufe bei Reaktionen auf Klopfreize. Zunahme der Tarsenkrümmung abwärts registriert. Reiz und Bewegungseinsatz fallen bei der verwendeten Registriergeschwindigkeit praktisch zusammen. 1, 2, 4, 5 und 6 vom selben Tier. Größe der Ausschläge dieser Beispiele mit denen von Nr. 3 nicht vergleichbar. Jeweils bei a schwacher und bei b starker Reiz

Derartige zentral bedingte Übergänge zwischen verschiedenen Bewegungstypen gehen meist allmählich vor sich; es treten Zwischenformen auf.

Auch Einwirkung von außen (z.B. Reizung am Abdomen oder am Fuß wie S. 434) ruft oft rasch einen vorübergehenden Wechsel des Verhaltens hervor. So reagierte z.B. ein Tier, wenn $\frac{1}{2}$ min zuvor sein Abdomen berührt worden war, auf den Klopfreiz mit 3—4 rasch aufeinanderfolgenden Bewegungen (Abb. 11, 6). In anderen Fällen löste ein schwacher Klopfreiz eine Zeitlang nach dem Abdomenreiz rückwärts gerichtete Bewegungen aus (also vorübergehende Erschlaffung; Abb. 11, 2).

2. Vergleich von Antworten auf verschiedenartige Reize

Berührungsreize lösen von den verschiedensten Körperstellen aus (bei intakten Tieren auch von der vorderen Körperhälfte) oft eine Tarsenbewegung aus. Sehr wirksam ist auch Anblasen des Tieres, während Schallreize (Pfeifen, Klatschen) und plötzliches Anleuchten oder Beschatten der Augen nur gelegentlich Reaktionen hervorrufen.

Die Form der so ausgelösten Bewegungen entspricht am häufigsten derjenigen, die bei Klopfreizen als Grundtyp auftritt, doch ist der Verlauf in vielen Fällen erheblich träger. Auch auf tonische mechanische Reize erhält man meist nur eine phasische Antwort dieser Art; der Bewegungsrückgang kann aber stark verlangsamt sein.

Auch Reize am Abdomen bzw. am Fuß, wie sie zur Beeinflussung der Disposition verwendet wurden (s. S. 434), führen gewöhnlich *zuerst* zu Bewegungen dieser Art. Wird durch solch einen Reiz die Disposition geändert, so zeigt sich dies nicht nur bei den Reaktionen auf Klopfreize, sondern auch in der Wirkung anderer Reize, allerdings nicht in jedem Fall.

So zeigte ein Tier z.B. einige Zeit bei Klopfreizen rückwärts gerichtete Bewegungen (etwa wie in Abb. 11, 2); Berührung des Thorax oder eines Beines führte teils zu Bewegungen vom Grundtyp, teils zu Antworten, die mit einer kurzen rückwärts gerichteten Bewegung begannen und rasch in eine Abwärtsbewegung übergingen (etwa umgekehrt wie in Abb. 11, 3). Ähnliche Unterschiede lassen sich bereits bei Reaktionen auf Klopfreize feststellen, wenn man zwischen starker und schwacher Intensität wechselt.

3. Schwankungen und Beeinflußbarkeit der Greifbereitschaft

Überstreicht man *bei einem intakten Tier* die Ventralseite eines Fußes mit einem Gegenstand von proximal nach distal, so krallt sich der Prätarsus gewöhnlich daran fest. Ein ruhendes, auf dem Rücken liegendes Tier läßt sich auf diese Weise wiederholt hochheben und wieder hinlegen. Auch bei stundenlangem Halten wird der Griff meist nicht von allein gelockert, selbst wenn das zu haltende Gewicht durch Anbringen von Ballast an den Körper verzehnfacht wird. (Die Möglichkeit, daß sich die Krallen rein mechanisch verhaken, wurde bei solchen Beobachtungen ausgeschlossen; auch konnte die Haftwirkung der Pulvillen sich hierbei nicht entfalten.) Entlastet man einen Fuß (z.B. nach 1 Std) und entzieht ihm den Kontakt, so ist er anschließend bis zu 15 min lang überdurchschnittlich stark eingekrümmt.

Der Griff wird geöffnet, wenn der Fuß stark mechanisch oder durch Benetzen mit organischem Lösungsmittel gereizt oder der Gegenstand, an dem er sich festhält, allmählich aufgewärmt wird (vgl. die Nachwirkung dieser Reize auf die Latenz von Reaktionen bei Klopfreizen und auf den Tonus, S. 435 bzw. 434). Dies erfolgt meist auch dann, wenn sich das Tier nur mit diesem Fuß festhält. Reizung am Abdomen dagegen führt in diesem Fall nicht zum Öffnen des Griffs.

Sofern das Tier nicht durch den Reiz, der Loslassen bewirkt hat, zum Laufen angeregt wurde, ist die Bereitschaft, bei anschließend gebotenem Kontakt wieder zu greifen und zu halten, häufig in den ersten 5–10 min nach dem Öffnen verringert oder sie fehlt völlig: Falls der

Fuß noch greift, verlieren die Klauen oft schon bei leichter Erhöhung der Belastung den Halt (d.h. die Haltekraft ist zu gering). Wird der Fuß nur leicht und konstant belastet, so öffnet das Tier den Griff nach $1\frac{1}{2}$ —1 min von selbst. Im extremen Fall kann der Fuß aber auch beim Überstreichen der Sohle passiv bleiben oder mit einer völligen Streckung des Krallengliedes reagieren, wobei meist zugleich das Bein weggehoben wird („Vermeidungsreaktion“). Letzteres entspricht dem Verhalten, das ROEDER (1937) bei *Mantis* beschrieben hat („avoiding reflex“); dort trat es an den Füßen der Mittel- oder Hinterbeine auf, wenn die Verbindungen des betreffenden Ganglions mit dem übrigen Bauchmark durchtrennt waren.

Bereits bei unbeeinflusst daliegenden Tieren läßt sich bisweilen am einen oder anderen Fuß keine Greif-Reaktion auslösen, jedoch wurden keine Vermeidungsreaktionen beobachtet. Diese treten dagegen an den Hinterfüßen sehr häufig in den ersten Tagen *nach Durchtrennung des Bauchmarks* zwischen 2. und 3. Thorakalganglion auf.

In diesem Fall beantwortet ein Fuß, der etwa 1 Std lang in Ruhe gelassen worden ist, den ersten Kontakt oft mit Greifen; nach 5—30 sec läßt er los und streckt sich fast völlig. Bis zu 30 min danach antwortet er bereits auf leichte Berührungen (z.B. Reizung weniger Aroliumborsten) mit einer ausgeprägten Vermeidungsreaktion. Nach 1 Std Ruhe löst der erste neue Berührungsreiz gewöhnlich wieder kurzfristig Greifen aus, an das sich aber von neuem eine ausgedehnte Phase mit Vermeidungsreaktionen anschließt. Berührt man in dieser Zeit statt den Fuß eine andere Stelle der hinteren Körperhälfte, so treten häufig rückwärtsgerichtete Bewegungen oder auch abwärtsgerichtete Bewegungen auf, zu deren Beginn oder Ende aber die Ausgangsstellung nach rückwärts überschritten wird (vgl. z.B. Abb. 11, 3).

Nach Durchtrennung des Bauchmarks ist also die Wahrscheinlichkeit für die Auslösung von Greifbewegungen zunächst verringert und die Möglichkeit erleichtert, die Disposition in einer Weise von außen zu beeinflussen, die im Extrem zu Vermeidungsreaktionen führt. Jedoch wurde häufig mehrere (z.B. 5) Tage nach der Operation beobachtet, daß die Hinterfüße wieder greifen und ausdauernd halten, so daß der vorderen Hälfte des Tieres das Laufen sehr erschwert wird.

IV. Periodische Tarsenbewegungen

1. „Wackelbewegungen“

Liegt ein Tier ruhig auf dem Rücken, so werden häufig die Tarsen-Endglieder nicht ganz still gehalten, sondern sie bewegen sich bei allen Beinen hin und her, und zwar 80—120mal pro Minute. Die Amplituden solcher „Wackelbewegungen“ betragen maximal etwa die Hälfte der Tarsendicke. Die Folge der Bewegungen ist ziemlich unregelmäßig. Die Rhythmen verschiedener Füße stehen in keinem erkennbaren Bezug zu einander.

Wackelbewegungen sind nur bei leichter durchschnittlicher Tarsenkrümmung (etwa entsprechend Abb. 2a, 2) festzustellen, nicht aber bei extrem gestreckter oder gekrümmter Haltung. Sie setzen 5—10 min lang aus, wenn der Fuß z. B. mit einem organischen Lösungsmittel gereizt wird. Führt dieser Reiz zum Auftreten von „Winken“ (s. u.), so kommt es zu einer Überlagerung beider Bewegungsweisen.

Wackelbewegungen können bei einem Fuß auftreten unabhängig davon, ob er zur Zeit auf Bieten eines mechanischen Kontaktes mit einer Greif- oder mit einer Vermeidungsreaktion antwortet. Am Hinterfuß bleiben sie aus, wenn das Bauchmark zwischen dem 2. und 3. Thorakalganglion oder der Beinnerv in Höhe des Kniegelenkes durchtrennt worden ist, oder wenn das Bein wie in Abb. 1 fixiert ist. Sie konnten deshalb mit der beschriebenen optischen Methode nicht genauer untersucht werden.

2. Winken

a) *Allgemeine Charakteristik.* „Winken“ bezeichnet im folgenden ein Verhalten des Tarsus, das in einer regelmäßigen Folge von 8—22, meist gegen 12 Beugebewegungen pro Minute besteht (bei 24—27°C). Es kann wenige Minuten bis einige Stunden andauern. Die Bewegungen (Abb. 18, 22, 23) zeigen einen charakteristischen Verlauf: An die Abwärtsbewegung schließt sich nicht sofort der Bewegungsrückgang an, sondern zunächst eine plateauartige Phase.

Die Bewegungen können von fast gestreckter wie auch von mäßig gebeugter Ausgangslage (entsprechend Abb. 2a, 1 und 2) erfolgen; bei intakten Beinen erreichen sie bis zu $\frac{2}{3}$ der möglichen Maximalkrümmung.

Die Pausen zwischen den einzelnen Bewegungen betragen meist zwischen 1,5 und 5 sec (häufig etwa 3,5 sec); sie verlängern sich gegen Ende einer Folge und können dann bis zu $\frac{1}{4}$ min dauern. Je größer die durchschnittliche Dauer der Pause ist, desto stärker streuen die Einzelwerte. Die Bewegungsdauer beträgt 0,8—2,9 sec (meist gegen 1,8 sec) und variiert weniger als die Pausendauer (vgl. Abb. 19 mit Abb. 21). Die (mittlere) Dauer der Bewegungen und Pausen ändert sich, ebenso wie die Ausgangslage und die Amplitude, innerhalb einiger Minuten meist nur wenig. Sie ist aber über längere Zeit nie völlig konstant.

b) *Das Auftreten von Winken.* Füße eines unbeeinflussten, ruhenden Tieres winken fast nie. Die Hinterfüße winken zuweilen, wenn das Tier wie in Abb. 1 fixiert ist. Sie winken viel häufiger, wenn das Bauchmark zwischen 2. und 3. Thorakalganglion (Th2 bzw. Th3) durchtrennt worden ist. Auch die Vorder- und Mittelbeine winken dann manchmal. Höchstens in der Hälfte dieser Fälle winken beide Füße eines Segmentes zugleich.

Fast ausnahmslos gelingt es, Winken durch eine CO₂-Narkose von 5 min Dauer zu induzieren (bei einem intakten wie bei einem operierten Tier). Nach dem Erwachen winken meist alle Füße ca. 10—20 min

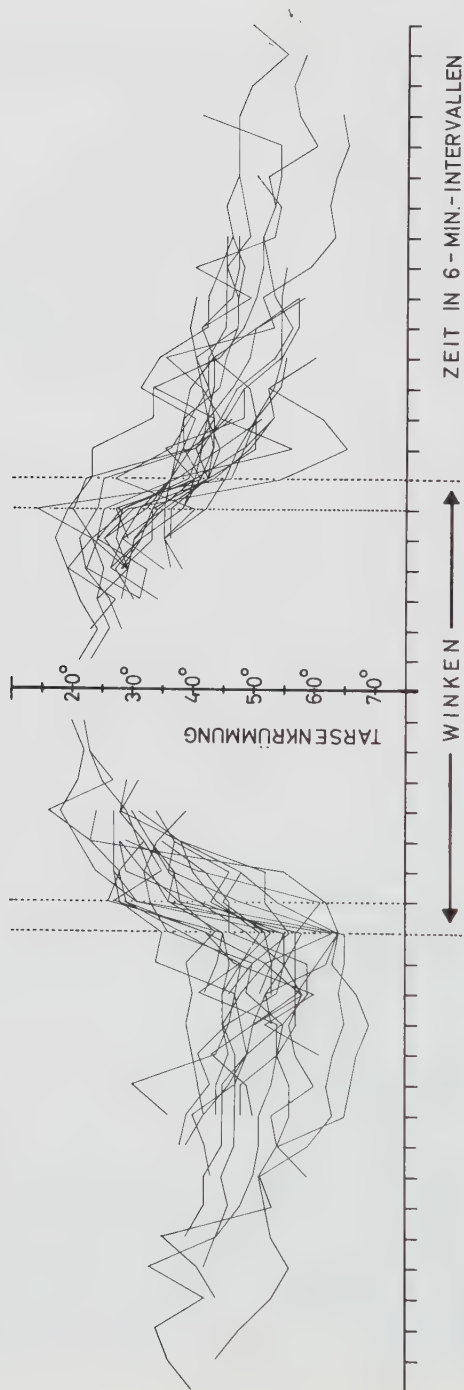


Abb. 12. Beziehung zwischen Schwankungen der Tarsenkrümmung und dem Auftreten von Winken. Bei einem über 48 Std dauernden Versuch wechselten Perioden mit und ohne Winken einander ab. Jeder Streckenzug der linken Bildhälfte stellt eine Folge von Werten der Tarsenkrümmung dar, die dem Tonus entsprechen. Sie beginnt in der Mitte einer Periode ohne Winken und reicht bis zur Hälfte der anschließenden Periode mit Winken. Die Fortsetzung bis jeweils zur Mitte der nächsten Periode ohne Winken findet sich in der rechten Bildhälfte. Die beiden äußeren gestrichelten Linien stellen jeweils den Zeitpunkt dar, zu dem zum letzten Male vor (links) bzw. zum ersten Male nach (rechts) einer Periode mit Winken die Tarsen ruhig gehalten wurden. Jede Winkperiode beginnt bzw. endet also innerhalb des 6-min-Intervalls zwischen den beiden linken bzw. rechten gestrichelten Linien. Kurz vor und nach Beginn einer Periode mit Winken läßt der Tonus meist deutlich nach. Die Geschwindigkeit der Tonusabnahme ist im Durchschnitt größer als die der anschließenden Zunahme

lang; ist das Bauchmark zwischen Th2 und Th3 durchtrennt, so können die Hinterfüße über 1 Std lang winken.

Kurzzeitiges, starkes Erwärmen eines Fußes oder Benetzen desselben mit einem organischen Lösungsmittel (S. 434) bewirkt in der Mehrzahl der Fälle, daß er nach $\frac{1}{2}$ —1 min anfängt, für 5—15 min zu winken (bei operierten Tieren auch länger).

c) *Winken und Tonus*. Sowohl nach Reizung eines Fußes (s.o.) als auch nach einer CO_2 -Narkose ist der Tonus zunächst stark verringert (s. S. 435), und zwar bereits bevor das Winken beginnt. Oft steigt er schon wieder an, ehe dieses aufgehört hat, doch erreicht er sein neues

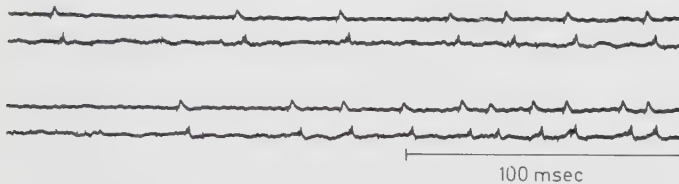


Abb. 13. Muskelpotentiale während des Winkens. Ableitung vom femoralen (oberer Strahl) und vom proximalen tibialen Muskel (unterer Strahl) zu Beginn einer Winkbewegung. Die untere Zeile schließt unmittelbar an die obere an. Das zeitliche Muster der Potentiale ist bei beiden Muskeln identisch, doch treten die tibialen Signale jeweils 7 msec später auf als die femoralen. Potentialhöhe ca. 300 μV

mittleres Niveau meist erst danach. Winkt der Hinterfuß eines „operierten“ Tieres (vgl. S. 434) ohne unmittelbaren äußeren Anlaß, so zeigt der Tonus meist ein vergleichbares Verhalten (Abb. 12).

Es kommt jedoch nicht bei jeder mehr oder weniger plötzlichen, starken Verringerung der Tarsenkrümmung (wie in der linken Hälfte von Abb. 12) zum Winken. Die Krümmung der Tarsen kann sich auch bei Tieren wiederholt verringern, die nur kurz nach der Operation oder überhaupt nicht von selbst winken. Bei operierten Tieren wird Winken durch Reizung am Abdomen niemals ausgelöst, obwohl sie, wie geschildert (S. 434), sehr oft zu einer plötzlichen Abnahme des Tonus führt.

d) *Muskelpotentiale*. Im Hinblick auf die Form der Winkbewegungen und die Zusammenhänge zwischen ihrem Auftreten und Schwankungen des Tonus ist es von Interesse, auf einige vorläufige Ergebnisse einzugehen, die bei der Ableitung von Muskelpotentialen zu erhalten waren.

Leitet man bei einem Bein, dessen Nerven in Kniehöhe durchtrennt sind, vom femoralen Muskel während des Winkens ab, so tritt bei jeder Winkbewegung eine Serie kleiner spike-artiger Potentiale auf (Abb. 13). Da sie alle dieselbe Form und Größe haben (abgesehen von einem leichten Anwachsen, das öfters zu Beginn der Serie festzustellen ist), dürften sie die Antwort des Muskels auf die Aktivität eines Motoneurons darstellen.

Abb. 14 zeigt ein Beispiel für den Frequenzverlauf solch einer Serie: die mitregistrierte Bewegung beginnt und endet etwas später (ungefähr um 0,2 bzw. 0,3 sec). Die Anzahl der Potentiale beträgt ca. 90—280 pro Serie, ihre Maximalfrequenz liegt bei ca. 100—180/sec.

In 3 Fällen gelang eine gleichzeitige Registrierung der Potentiale am femoralen und am proximalen tibialen Muskel: ihr zeitliches Muster war bei beiden Muskeln identisch (Abb. 13), nur daß die tibialen Signale jeweils um 7—8 msec später auftraten als die femoralen.

Es muß zunächst offen bleiben, ob dieser Übereinstimmung die synchronisierte Aktivität zweier Motoneurone zugrunde liegt, oder ob sie auf

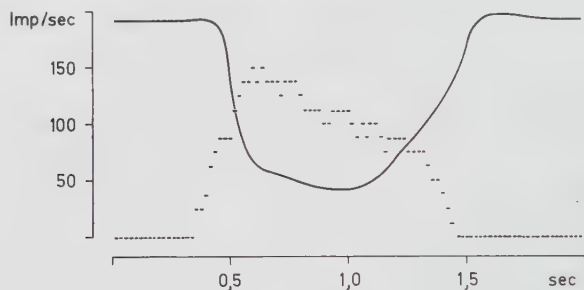


Abb. 14. Beziehung zwischen einer Winkbewegung und dem Frequenzverlauf von Potentialen des femoralen Muskels (*MI*, Abb. 4). Die durchgezogene Linie stellt den Verlauf der mitregistrierten Bewegung dar. Sie rührt nur vom femoralen Muskel her, da der Beinnerv in Höhe des Kniegelenkes durchgetrennt ist

eine gemeinsame Innervation beider Muskeln durch einen einzigen Axon zurückzuführen ist.

Dasjenige Motoneuron, das die geschilderten Potentiale am femoralen Muskel hervorruft, kann nicht für dessen Tonus verantwortlich sein: Bisweilen beobachtet man zwar bereits 1—1,5 sec vor dem registrierten Einsatz einer spontanen Winkbewegung eine niederfrequente Aktivität der oben erwähnten Muskelpotentiale (5—20/sec). Bei ihnen konnte aber nie ein Übergang von periodischer zu tonischer Aktivität festgestellt werden, auch dann nicht, wenn das Winken aufhörte. Zu dieser Zeit ist die Tarsenkrümmung jedoch oft stärker als zu Beginn des Winkens und sie nimmt anschließend meist noch weiter zu (vgl. S. 443); die zuvor beobachteten Muskelpotentiale kommen dann aber nur noch bei Reaktionen auf Reize vor.

e) *Zur zentralen Entstehung des Winkens.* Durchtrennt man die Konnektive vor und hinter einem Thorakalganglion, so können die zugehörigen Tarsen weiterhin winken. Winken zwei Füße eines Segmentes gleichzeitig, so ist die Zahl der Bewegungen pro Minute gewöhnlich nicht

bei beiden die gleiche, und es besteht keine konstante Phasenbeziehung zwischen den Bewegungen des rechten und linken Fußes. Jedem Bein ist also ein eigenes Steuerzentrum für das Winken im betreffenden Ganglion zuzuordnen.

Durchtrennt man den Beinnerven etwas proximal des Kniegelenkes, so kann der femorale Muskel weiterhin Winkbewegungen hervorrufen. Afferente Meldungen aus Tibia oder Tarsus sind also für die Bildung dieses Bewegungsmusters nicht notwendig. Das gilt auch für eventuelle Rückmeldungen aus dem Femur. Dies läßt sich zeigen, indem man statt des Beinnerven das Apodem im Kniegelenk durchtrennt und den Muskel

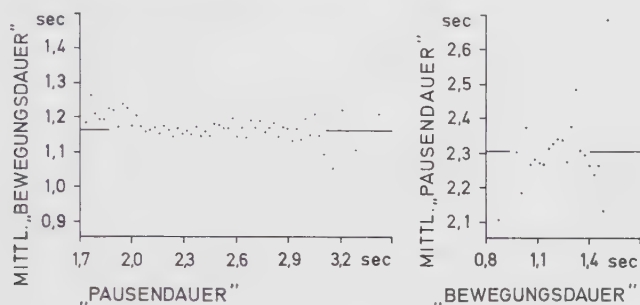


Abb. 15. Beziehung zwischen Pausen- und Bewegungsdauer bei einer längeren Folge von Winken. Die Pausendauer nahm bis zum Ende des ausgewerteten Abschnittes um 6% zu, die Bewegungsdauer um 3% ab. Es wurden je 680 Wertepaare verwendet. Links: Ordinate = Mittelwert für die Dauer derjenigen Bewegungen, die auf die Pausen von der auf der Abszisse angegebenen Länge folgten. Eine sehr schwache negative Korrelation scheint vorzuliegen, die wahrscheinlich auf die oben angegebene Drift zurückzuführen ist. Parallele zur Abszisse: Mittelwert aller verwendeten Einzelwerte. Rechts: Ordinate = Mittelwert für die Dauer derjenigen Pausen, die auf Bewegungen von der auf der Abszisse angegebenen Dauer folgten. Es liegt keine erkennbare Korrelation vor. Die Koordinatenbezeichnungen sind in Anführungsstriche gesetzt, weil die Auswertung der Originalregistrierung nach der unter Abb. 19 bzw. 21 angegebenen Weise erfolgte

MI (Abb. 4) daran herauszieht. Der Fuß kann weiterhin winken; im Femur finden aber keine Bewegungen mehr statt, die Anlaß zu rhythmischen Rückmeldungen geben könnten. Dies spricht für eine rein zentrale Entstehung des Musters; doch wurde die Möglichkeit noch nicht ausgeschlossen, daß rhythmische Rückmeldungen aus mindestens *einem* Glied des Beines für seine Erzeugung notwendig sind.

f) *Zusammenhang zwischen Bewegungen und Pausen.* Die Dauer einer einzelnen Winkbewegung weist keine Beziehung zur vorhergehenden oder nachfolgenden Pause auf, auch wenn diese überdurchschnittlich lang oder kurz ist (Abb. 15). Besonders deutlich zeigt sich dies am

Ende einer Folge, wo die Pausendauer zwischen ca. 5 und 15 sec variieren kann.

Zeigt die Pausendauer über längere Zeit eine Drift, wie dies fast stets der Fall ist, so ändert sich der Mittelwert der Bewegungsdauer meistens, aber nicht immer, in entgegengesetzter Weise. Das in Abb. 16 dargestellte Beispiel zeigt, daß die Amplitude der Bewegung („Ausschlag“) und die Dauer der Pausen (P) ihre Extrema zu verschiedener Zeit durchlaufen können. Die Bewegungsdauer (B) nimmt in diesem und einigen anderen Fällen von Anfang an ab. Sie kann aber auch innerhalb der ersten 5 bis

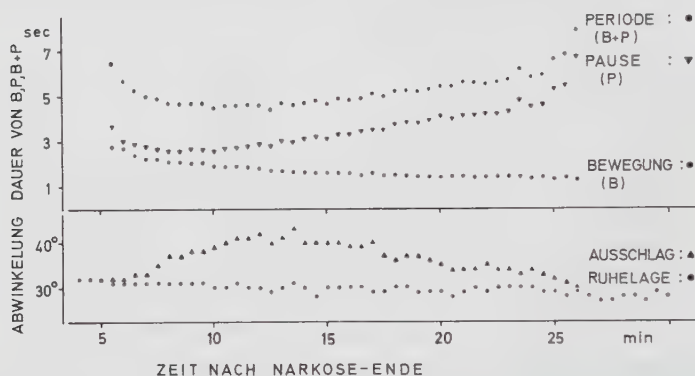


Abb. 16. Verlauf einer Wink-Folge nach einer CO_2 -Narkose. Registrierung von einem Hinterfuß; Bauchmark zwischen 2. und 3. Thorakalganglion, Beinerv in Kniehöhe durchtrennt. Für die Dauer von Pause, Bewegung und Periode wurden jeweils die Werte eines $\frac{1}{2}$ -min-Intervalls gemittelt und chronologisch aufgetragen. Aus photographischen Aufnahmen (2 pro Minute) wurden die Stärke der Abwinkelung (in Grad) und der Umkehrpunkt der Bewegung bestimmt und im unteren Teil der Abbildung wiedergegeben. Da sich die „Ruhelage“ während der ganzen Zeit nur wenig änderte, gibt der „Ausschlag“ die Amplitude der Winkbewegung an (vgl. S. 429). Diese und die Pausendauer durchlaufen ihr Extremum zu verschiedenen Zeiten

10 min ein Maximum erreichen. Durchlaufen sowohl die Pausendauer als auch die Bewegungsdauer Extrema, so müssen diese zeitlich nicht zusammenfallen.

Die im Verlauf einer Folge auftretenden Veränderungen zeigen also für Pausen- und Bewegungsdauer meist verschiedenes Ausmaß und z.T. gleiches Vorzeichen: deshalb kompensieren sie sich nur zeitweilig gegenseitig, so daß auch die Periode nur über kürzere Zeit konstant bleibt.

Tabelle 3 zeigt ein Beispiel für das entsprechende Verhalten der S. 443 beschriebenen Muskelpotentiale.

g) *Hemmung des Spontanwinkens durch Reizung am Abdomen.* Man kann ein Tier auf verschiedene Weise reizen, ohne dadurch das Spontanwinken nachhaltig zu beeinträchtigen.

Tabelle 3. Verhalten der Muskelpotentiale während der Winkbewegungen zu verschiedenen Zeitpunkten nach einer CO_2 -Narkose

Zeit nach Narkose-ende (min)	Dauer der Potentialserie (sec)	Zahl der Potentiale pro Serie	Maximalfrequenz (Imp/sec)	Mittlere Frequenz (Imp/sec)	Pausendauer (sec)	Periodenlänge (sec)
5	2,75	260	162	94	2,45	5,2
10	2,10	251	187	119	2,40	4,5
20	1,55	152	139	98	3,55	5,1
35	1,48	124	120	84	5,52	7,0

Stichproben von einem Tier, dessen Bauchmark zwischen 2. und 3. Thorakalganglion durchtrennt ist. Ableitung aus dem femoralen Teil des *M. flexor unguinum* (M1, Abb. 4). Beinnerven in Kniehöhe durchschnitten. Je Stichprobe Mittelwerte aus zwei Potentialserien.

So führen z.B. Operationen am betreffenden Bein oft nur zu vorübergehender Überlagerung durch andere Bewegungen. Der Fuß winkt ebenfalls weiter, wenn ihm ein Gegenstand so genähert wird, daß er diesen im Takt der eigenen Bewegungen berührt, oder wenn ihm dauernder Kontakt geboten wird (seine Durchbiegung schwankt dann rhythmisch mit derselben Frequenz wie beim freien Winken). Wird Greifen ausgelöst, so geht spätestens 10 sec nach Entzug des Gegenstandes das Winken weiter (auch wenn der Fuß z.B. $\frac{1}{2}$ min lang gehalten hat).

Bei operierten Tieren hört dagegen nach 2—5 sec langer Berührung oder Benetzen des Abdomens mit organischem Lösungsmittel das Winken für $\frac{1}{4}$ —3 min auf (Abb. 17). Dies wird stets durch eine starke Verringerung des Tonus eingeleitet.

Je länger das Winken ausgesetzt hat, desto länger dauern anschließend die Pausen, und desto später wird das Niveau der ursprünglichen Werte nach anfänglich raschem Abfall wieder endgültig erreicht (Abb. 17).

Der Einfluß auf die Bewegungsdauer ist sehr gering; im Mittel über eine längere Zeit und mehrere Versuche wird sie verkürzt (Abb. 17). Nach einer längeren Unterdrückung wächst die Amplitude in der Regel bei den ersten 5—10 Bewegungen deutlich an.

Werden intakte Tiere durch den Reiz am Abdomen (oder auch auf andere Weise) zum Laufen bzw. bei Fehlen von Bodenkontakt zu strampelnden Bewegungen der Beine veranlaßt, so ist nicht zu erkennen, ob das Spontanwinken trotz des Auftretens anderer Tarsenbewegungen weitergeht. Dagegen spricht jedoch, daß der betreffende Fuß, wenn das Tier wieder zur Ruhe gekommen ist, erst $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ min lang ruhig gehalten wird, ehe die erste Winkbewegung auftritt.

V. Beeinflussung des Winkens durch Klopfreize

Die Wirkung eines Klopfreizes hängt, abgesehen von seiner Stärke, entscheidend davon ab, in welche Phase des Winkrhythmus er trifft.

Doch machen sich auch hier wieder Unterschiede der Disposition bemerkbar, derart, daß ein Reiz in extremen Fällen geradezu das Gegenteil dessen bewirkt, was in der großen Mehrzahl der Fälle beobachtet wird.

Die Versuche wurden mit operierten Tieren durchgeführt (S. 434). Um möglichst überschaubare Verhältnisse zu haben, wurden außerdem die Nerven des Hinterbeines, dessen Tarsus untersucht wurde, kurz proximal vom Kniegelenk durchtrennt, so daß nur vom femoralen Muskel (*M1*) Bewegungen hervorgerufen wurden.

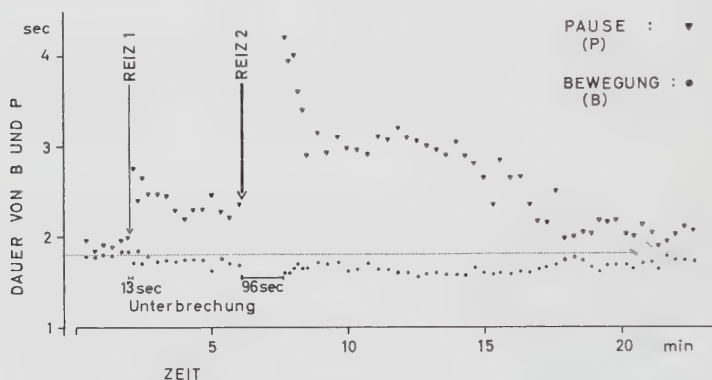


Abb. 17. Hemmende Beeinflussung des Winkens durch Reizung am Abdomen. Mittelwerte von Pausen- und Bewegungsdauer aus meist 5 (unmittelbar nach jedem Reiz zunächst weniger) Einzelwerten chronologisch aufgetragen. Bei „Reiz 1“ wurde die Abdomenspitze 3 sec lang angefaßt, was für 13 sec zu einer Unterbrechung des Winkens führte. Bei „Reiz 2“ wurde die Abdomenspitze mit einem Tropfen organischen Lösungsmittels benetzt, was zu einer längeren Unterbrechung führte. In beiden Fällen sind die Pausen zunächst verlängert, wenn das Winken wieder einsetzt. Die Bewegungsdauer ist im Mittel über mehrere derartige Versuche nach dem Reiz zunächst etwas verkürzt

1. Reize während der Winkpausen

Für die Wirkung von Reizen, die während der Pause gegeben werden, gilt die Regel: je später der Reiz und je höher seine Intensität, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, daß eine neue Winkbewegung vorzeitig ausgelöst wird (Abb. 18 und 20). Mit sehr starken Reizen gelingt es sogar vereinzelt, schon die nächste Winkbewegung zu „triggern“, wenn die vorhergehende noch nicht ganz beendet ist.

Wird vorzeitig eine neue Winkbewegung ausgelöst, so beginnt diese meist 0,1–0,4 sec nach dem Reiz, selten später (vgl. Abb. 19a, linke Gruppe). Ihre Dauer und ihre Größe sind häufig etwas geringer als die der Kontrollen; jedoch treten stark verkürzte (und entsprechend verkleinerte) Winkbewegungen nur zu einem sehr kleinen Teil auf, auch wenn,

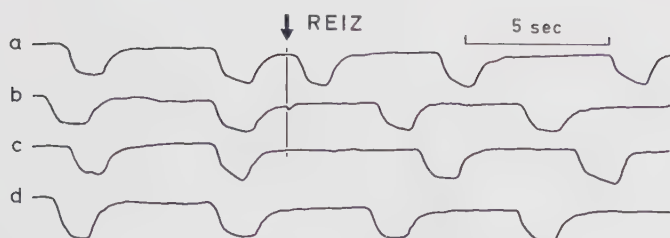


Abb. 18a—d. Unterschiedliche Wirkungen eines Klopfreizes, der in die Pause trifft. Der Reiz ist jedesmal von gleicher Intensität und fällt jeweils etwa in die gleiche Phase der Pause. Dennoch ruft er bei a eine Verkürzung, bei c eine Verlängerung der Pause hervor, während er bei b keinen erkennbaren Einfluß ausübt (zur Beurteilung beachte man die im linken Teil der Abbildung gut zu überblickenden Schwankungen der Dauer unbeeinflusster Pausen). d Kontrolle. Die Verkürzung bzw. Verlängerung der Pause führt zu einem früheren bzw. späteren Auftreten aller nachfolgenden Bewegungen. Alle Beispiele stammen aus 3 min einer längeren Versuchsreihe, die Abb. 19—21 zugrunde liegt

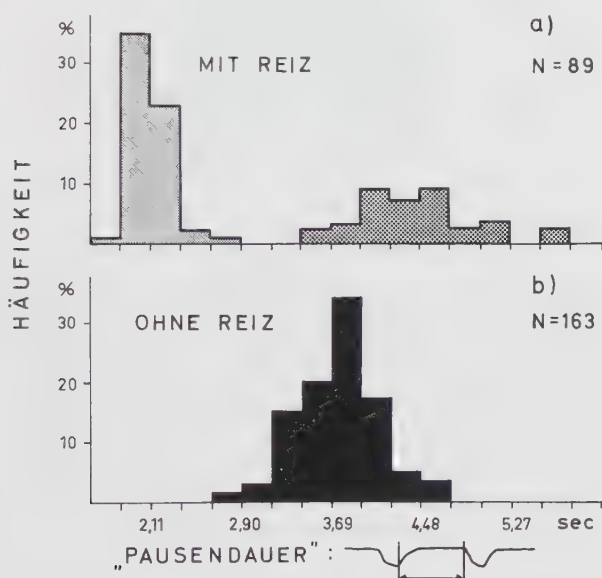


Abb. 19a u. b. Einfluß von Klopfreizen auf die Pausendauer. Klopfreize konstanter Stärke wurden in Abständen von $\frac{1}{2}$ min während des nahezu stationären Teils einer längeren Winkfolge gegeben (Pausendauer am Ende um ca. 4% länger als zu Beginn). N Zahl der Werte. a Verteilung der Dauer derjenigen Pausen, in die ein Reiz traf, dessen Abstand vom Umkehrpunkt der vorhergehenden Bewegung im Mittel ca. 1,8 sec betrug. Seine Schwankungen in beiden Richtungen waren geringer als 0,2 sec. Es ergibt sich eine Aufspaltung der unteren Verteilung (b) in 2 Gruppen. Diese kommt nicht etwa dadurch zustande, daß bei der linken Gruppe der Reiz etwas eher in die Pause getroffen wäre als bei der rechten; vgl. dazu Abb. 20. b Verteilung der Kontrollen (= ab ca. 15 sec nach dem Reiz ausgemessene Längen von Pausen). Die relative Streuung liegt bei 12%, wenn man für die ungefähre Dauer des Bewegungsrückgangs 1 sec von den Werten subtrahiert

wie im Beispiel von Abb. 21, nur $\frac{2}{3}$ der Reize zu einem verfrühten Auftreten der Bewegung führt. Wenn der Reiz erst spät in der Pause gegeben wird bzw. wenn er entsprechend stark ist, kann die ausgelöste Bewegung auch etwas vergrößert und um 0,1—0,3 sec verlängert sein.

Trifft ein Reiz in eine Pause, ohne verfrüht eine Winkbewegung auszulösen, so kann diese Pause von gewöhnlicher Dauer oder etwas verlängert sein (Abb. 18b, c). Abb. 19 zeigt für ein spezielles Beispiel, wie die Häufigkeitsverteilung der Pausendauer durch einen Reiz in 2 Gruppen

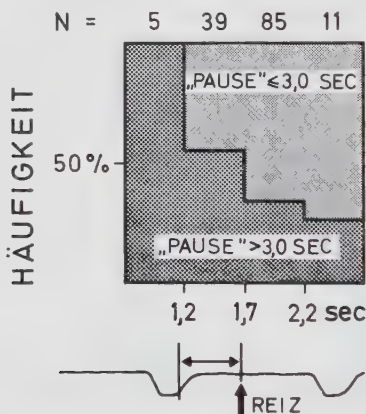


Abb. 20. Ein Klopfreiz führt um so seltener zu einer Verkürzung der Pause, je früher er in diese trifft. Dieselbe Registrierung wie bei Abb. 19; für die Dauer der „Pause“ wurde dasselbe Maß wie dort verwendet. N Zahl der Werte. Abszisse: zeitlicher Abstand des Reizes vom Umkehrpunkt der vorhergehenden Bewegung (s. Skizze). Für jede Klasse ist der Prozentsatz der Fälle angegeben, in denen die „Pause“ (in welche der Reiz traf) länger als 3 sec dauerte. Das obere (fein gerasterte) Feld entspricht etwa der linken Gruppe in Abb. 9a und das untere (grob gerasterte) Feld der rechten Gruppe. Die Auslösung einer verfrühten Winkbewegung („Pause“ $< 3,0$ sec) tritt um so häufiger auf, je später der Reiz in die Pause trifft; doch nimmt der Prozentsatz dieser Fälle im Bereich zwischen 1,2 und 2,7 sec nicht sprunghaft sondern nur schrittweise zu

„aufgespalten“ wurde, der wiederholt in annähernd konstantem Abstand vom Umkehrpunkt der vorhergehenden Bewegung gegeben wurde. Die Bewegungen, die auf die Pausen der zweiten Gruppe folgen, stimmen in Größe und Dauer mit den Kontrollen überein.

Es konnte keine Beziehung zwischen der Auswirkung des Reizes auf die jeweilige Pause und der Dauer der vorhergehenden Pause bzw. Bewegung festgestellt werden. Die Auswirkung hängt auch nicht davon ab, ob eine „rasche Antwort“ (s. S. 452) ausgelöst wird oder nicht. Auch die kleinen Schwankungen bei der Phasenlage des Reizes kommen nicht als

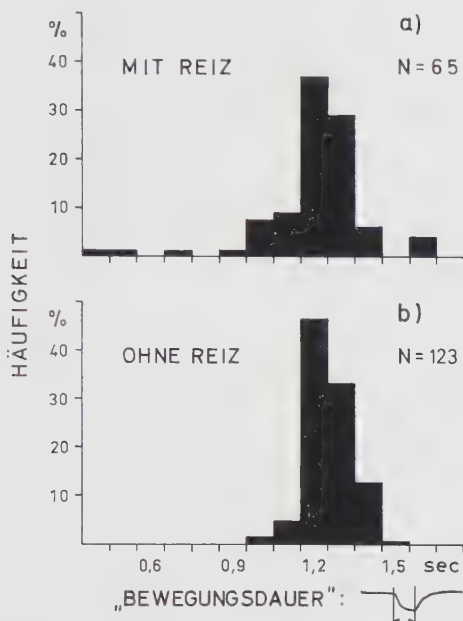


Abb. 21a u. b. Dauer von Winkbewegungen, die durch einen Klopfreiz vorzeitig ausgelöst werden. Dieselbe Registrierung wie bei Abb. 19; wie dort wurde nur bis zum Umkehrpunkt der Bewegung gemessen. N Zahl der Werte. a Es wurden nur Fälle verwendet, in denen der Reiz in einem Abstand von 1,6—2,3 sec nach dem Umkehrpunkt der vorhergehenden Bewegung gegeben wurde. Nur in 65 von insgesamt 96 Fällen führte der Reiz zum verfrühten Einsatz der Winkbewegung nach einer Latenz von 0,2—0,5 sec (s. auch Abb. 18). Doch nur selten ist die Bewegungs-dauer stark verkürzt. Dreimal ist sie schwach verlängert (wenn der Reiz sehr spät in die Winkpause trifft, ist dies häufig der Fall). Die Amplituden der Bewegungen waren durchschnittlich etwa um $\frac{1}{3}$ kleiner als bei den Kontrollen. b Kontrollen. Ihre Dauer nahm im Verlauf der Registrierung um 6% ab. Die Streuung liegt bei 5%, wenn man für die ungefähre Dauer des Bewegungsrückganges 1 sec zu den Werten addiert

Erklärung für den unterschiedlichen Reizerfolg in Betracht (vgl. hierzu Abb. 20). Andererseits kann zuweilen z. B. dreimal oder öfter hintereinander die „Pause“ (vgl. Abb. 19), in welche der Reiz trifft, länger als 3,9 sec dauern. Solche Fälle treten fast dreimal so oft auf, als es bei zufälliger Häufung zu erwarten wäre.

Wird unter der Wirkung eines Klopfreizes die Pausendauer verändert, so treten auch die nachfolgenden Bewegungen entsprechend früher bzw. später auf (vgl. Abb. 18). Zwar kann die erste nachfolgende Pause verlängert oder verkürzt sein (letzteres ist z. B. dann der Fall, wenn die ausgelöste Bewegung um $\frac{1}{3}$ oder mehr verkürzt ist im Vergleich zur

normalen Dauer); jedoch reicht der Betrag nicht aus, um den Phasensprung der Periodik wieder rückgängig zu machen. Auf die späteren Pausen läßt sich kein Einfluß mehr nachweisen: es kommt also auch nicht zu einem allmählichen Zurückgleiten in die ursprüngliche Phasenlage.

In manchen Fällen, in denen der Reiz keine verfrühte Winkbewegung auslöst, beginnt ca. $\frac{1}{20}$ sec nach seinem Eintreffen eine kurze Abwärtsbewegung (Abb. 18b, 22). Derartige Bewegungen werden von denselben Muskelpotentialen begleitet, die während typischer Winkbewegungen

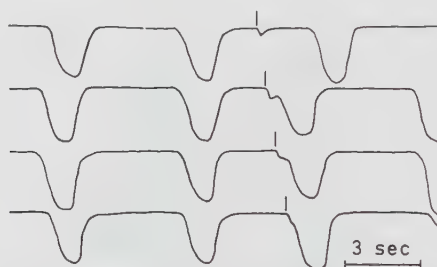


Abb. 22. Wirkung eines Klopfreizes, der in verschiedene Abschnitte der Pause trifft. Reize gleicher Stärke, deren Zeitpunkt durch einen Strich markiert ist, folgten einander in Abständen von $\frac{1}{2}$ min. Es treten 2 Arten von Reaktionen auf: Die erste („rasche Antwort“) kann auch isoliert vorkommen, wenn der Reiz früh in die Pause trifft (oberste Zeile). In den übrigen Fällen leitet sie zur zweiten, einer typischen „Winkbewegung“ über. Vgl. auch Abb. 23d.

auftreten (S. 443). Sie stellen aber eine Reaktion eigener Art dar („rasche Antwort“) und können ebensogut einer vom Reiz ausgelösten Winkbewegung vorangehen (was auch bei den sehr kurzen Bewegungen in Abb. 21a vorkam). Ihre Größe kann bei starken Reizen die der spontanen Winkbewegungen erreichen, doch erfolgt der Bewegungsanstieg rascher als bei diesen, und nach Erreichen des vollen Ausschlages setzt sofort ein anfänglich steiler Abfall ein. Der Bewegungsverlauf ähnelt den Reaktionen, die in Zeiten ohne Winken am häufigsten auftreten (vgl. Abb. 23d und 11). Wird eine starke Bewegung dieses Typs in der zweiten Hälfte der Pause hervorgerufen, so wird sie meist etwa um die Dauer der ausgelösten Bewegung verlängert.

Der Abstand zwischen den geschilderten raschen Antworten und dem Beginn der nächsten Winkbewegung kann so klein werden, daß beide ineinander übergehen. Oft beginnen beide zugleich, so daß nur noch an einer Schulter im Bewegungsanstieg und auf Grund des Zusammenhanges mit anderen Beispielen zu erkennen ist, daß eine Überlagerung zweier Komponenten vorliegt (Abb. 22). Bei zweigipfligen Bewegungsverläufen erfolgt der Anstieg der eigentlichen Winkbewegung zuweilen deutlich langsamer als bei spontanen Bewegungen. Derartige Verläufe werden bevorzugt gegen Ende von Winkfolgen gefunden, wenn stärkere Reize früh in die Pause treffen; ferner bei repetitiver Reizung (S. 454, Abb. 23d).

2. Reize während der Winkbewegung

Wird während der Bewegungen gereizt, so können sie bis zu 0,5 sec verlängert werden. Die Reizintensität muß jedoch häufig höher sein, als sie z. B. für die Auslösung einer verfrühten Winkbewegung in der zweiten Hälfte einer Pause bereits ausreichend ist. Meist vergrößert der Reiz zugleich den Bewegungsaus Schlag (s. Abb. 23a). Das ist mitbedingt durch eine „rasche Antwort“ (S. 452), die sich mit starken Reizen auch meist noch während der Rückbewegung auslösen läßt (Abb. 23b).

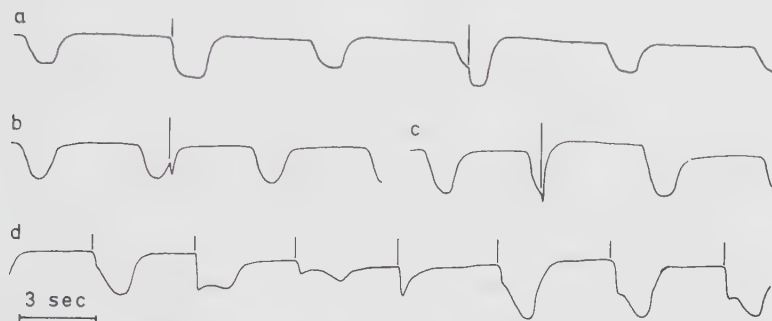


Abb. 23a—d. Beispiele für die Reaktion auf einen Klopfreiz, der während der Bewegung gegeben wird (a—c) und für das Verhalten bei repetitiver Reizung (d). Reize durch Striche markiert. Bei c wird die Winkbewegung unter der Wirkung des Reizes vorzeitig beendet. Bei d folgen sich Reize konstanter Stärke so schnell, daß nicht mehr jeder mit einer typischen Winkbewegung beantwortet wird. Für die ersten 4 Reize verkleinert sich der zeitliche Abstand vom Umkehrpunkt der vorangehenden Bewegung jedesmal etwas, so daß beim 4. Reiz nur noch die „rasche“ Antwort erfolgt (vgl. Abb. 22)

Die nächste spontane Bewegung folgt nach einer im Durchschnitt bis zu 0,4 sec verlängerten Pause und ist von normaler Größe und Dauer. Sie und die folgenden Bewegungen beginnen also bis zu einer knappen Sekunde später als es der Fall wäre, wenn der Reiz unterblieben wäre.

Gelegentlich führt der Reiz zu einem plötzlichen Abbruch der Winkbewegung (wobei meist zunächst eine kleine Abwärtsbewegung als erstes ausgelöst wird: Abb. 23c). Die Rückbewegung führt in raschem Abfall über die ursprüngliche Ausgangslage hinaus, die frühestens nach der nächsten Winkbewegung wieder eingenommen wird. Diese beginnt meist nach einer verlängerten Pause. Auch wenn der Reiz in die Pause trifft, kann er eine derartige Rückwärtsverlagerung hervorrufen. Dann verzögert sich meist ebenfalls der Einsatz der nächsten Bewegung (doch ist das Auftreten der Rückwärtsverlagerung keine notwendige Voraussetzung dafür).

Derartige Reizwirkungen wurden auch mehrmals in dem Versuch festgestellt, der Abb. 19 zugrunde liegt. Der Befund, der dort zum Ausdruck kommt, ist daher wohl eher die Folge einer schwankenden Disposition als ein spezielles Charakteristikum des zentralnervösen „Winkmechanismus“. Es können also anhand der Beeinflussung des Winkens durch Klopfreize vergleichbare Gegensätze der Reizwirkung festgestellt werden, wie sie bereits für Zeiten ohne Winken beschrieben wurden (S. 436 ff.).

3. Verhalten bei repetitiver Reizung

Bei repetitiver Reizung erhöht sich die Zahl der Bewegungen pro Minute (z. B. von 12 auf 18). Der Winkrhythmus läßt sich mit dem Takt der Reize synchronisieren, falls diese etwas schneller aufeinander folgen als die Winkbewegungen des unbeeinflussten Tieres. Die auf diese Weise „getriggerten“ Winkbewegungen sind um so kürzer und kleiner, je schneller sie aufeinanderfolgen.

Auch wenn die Rate von Klopfreizen so hoch ist, daß nicht jeder einzelne mit einer Winkbewegung beantwortet wird, ist die Zahl der Bewegungen pro Minute erhöht. Doch ist die Winkfolge dann unregelmäßig, es sei denn, man wählt den Takt der Reize so, daß gerade jeder zweite eine Winkbewegung auslöst: der andere ruft dann meist eine „rasche Antwort“ (S. 452) hervor. Oft kommt es zu zweigipfligen Bewegungsverläufen (Abb. 23d), und z.T. entfalten die Reize auch eine hemmende Wirkung.

Hat das Winken bereits einige Minuten zuvor aufgehört, so kann repetitive Reizung meist noch Serien typischer Winkbewegungen hervorrufen.

E. Diskussion

Eine Reihe verschiedener Parameter zeigt, daß die „Disposition des Krallenbeugersystems“ (S. 424) endogen schwanken und durch bestimmte Reize beeinflußt werden kann. Es ist noch nicht möglich, die Beziehungen zwischen den verschiedenen Parametern zusammenfassend darzulegen und von hier aus bereits einen Überblick zu geben, um was es sich im einzelnen handelt, wenn von der Disposition und deren Änderung die Rede ist. Hierzu sind weitere Versuche nötig: die bisherigen Ergebnisse legen es aber nahe, künftig von vornherein die Aktivität der verschiedenen Motoneurone (durch Ableitung von Muskelpotentialen) zu registrieren (entsprechende Untersuchungen sind geplant). Im folgenden sollen nur einige spezielle Aspekte betrachtet werden.

a) Angesichts der verschiedenen Bewegungsverläufe (Abb. 11, 1—3), der Beobachtungen zum Greifverhalten (S. 439) und der Beeinflussung des Winkens durch Klopfreize (S. 447 ff.) stellt sich die Frage: *Wie ist*

es möglich, daß sich die Reaktion auf einen Reiz zeitweilig in das Gegenteil dessen umkehrt, was in der Mehrzahl der Fälle zu beobachten ist? Rein formal kann man annehmen: Der Verbindungsweg vom Sinnesorgan zum Muskel besteht zumindest in einem Teil aus zwei parallelen „Kanälen“. Über diese laufen Signale, die im Endeffekt am Muskel entgegengesetzte Wirkungen hervorrufen.

Eine konkrete derartige Möglichkeit ist am Öffnungsmuskel der Krebschere gezeigt worden (WILSON u. DAVIS, 1965): Er wird von einem excitatorischen und einem inhibitorischen Motoneuron kontrolliert. Bei Berührungsreizen an den verschiedensten Körperstellen erhöht sich fast immer die Aktivität beider Motoneurone. Ausschlaggebend für das mechanische Verhalten dieses Muskels ist das Verhältnis von inhibitorischer zu excitatorischer Aktivität. Dieses hängt einerseits von der Art des Reizes ab; es variiert andererseits für einen gegebenen Reiz bei Untersuchungen über längere Zeit erheblich.

Es ist zunächst gleichgültig, ob man für den Krallenbeuger ebenfalls periphere Hemmung annimmt, oder ob man davon ausgeht, daß die „Bilanz“ aus hemmenden und erregenden Wirkungen schon im Zentralnervensystem gebildet wird. In beiden Fällen stellt sich dieselbe Frage: Wo und wie wird das momentane Verhältnis von inhibitorischer zu excitatorischer Erregung bestimmt?

Dazu kann bereits gesagt werden: Das Verhältnis kann durch verschiedene Einflüsse rasch zugunsten des inhibitorischen Anteils geändert werden: die Rückkehr zum ursprünglichen Verhältnis erfolgt oft nur langsam (vgl. S. 440), und es gibt Übergänge zwischen den Extremen (vgl. z.B. Abb. 11, 3); diese sind als völliges Überwiegen des inhibitorischen bzw. excitatorischen Anteils zu definieren. Zeigt die Reaktion auf einen bestimmten Testreiz, daß sich das Verhältnis von inhibitorischer zu excitatorischer Erregung geändert hat, so äußert sich dies auch in dem Verhalten, das andere Reize hervorrufen (vgl. S. 439). Vermutlich erfolgt also die Beeinflussung des Verhältnisses erst *nach* der Stelle, an der Erregungen von verschiedenen Rezeptoren auf eine gemeinsame Endstrecke konvergieren.

b) Wie gezeigt (S. 443), kommt es zum Winken unter Bedingungen, die gewöhnlich zu einer Verlängerung der Latenzen von Reaktionen auf Klopfreize und zu einer Verringerung des Tonus führen. Wie läßt es sich z.B. verstehen, daß bei operierten Tieren *Winken nie durch Reizung am Abdomen auszulösen* ist, obwohl sie zur gleichen Beeinflussung von Latenz und Tonus führt?

Die Konstellation „verringertes Tonus — verlängerte Latenz“ deutet auf hemmende zentrale Einflüsse hin. Sie können auch auf das Winken selbst einwirken, wie dessen Beeinflussung durch Reizung am Abdomen zeigt. Dies äußert sich auch auf folgende Weise: Wenn ein Fuß bereits aus irgendeinem Grunde winkt, so läßt sich dies für mindestens $\frac{1}{2}$ min dadurch unterdrücken, daß man ihn mit organischem

Lösungsmittel benetzt. Dieselbe Behandlung führt jedoch bei einem zunächst ruhigen Fuß fast stets dazu, daß er zu winken beginnt. Der zentrale „Winkmechanismus“ wird also unter Bedingungen aktiviert, die ihn gleichzeitig auf irgendeinem Wege hemmend beeinflussen. In dieser Weise läßt sich vielleicht auch die Tatsache verstehen, daß sich die Pausendauer zu Beginn einer durch CO_2 hervorgerufenen Winkfolge meist zunächst verkürzt (Abb. 13): anfangs besteht noch ein stärkerer hemmender Einfluß, der erst allmählich abklingt, ähnlich wie nach einem Reiz am Abdomen (Abb. 14).

Ausschlaggebend dafür, ob es zum Winken kommt, wäre demnach das Verhältnis von aktivierendem zu hemmendem Einfluß. Für Reizung am Abdomen ist es offensichtlich zu ungünstig; es erhebt sich aber die Frage, ob danach der „zentrale Winkmechanismus“ nicht immerhin „latent aktiviert“ ist. Gemeint ist damit ein Zustand, wie er vorliegt, wenn bereits vorher angeregtes Winken unter der Wirkung eines Reizes vorübergehend aussetzt, z. B. $1\frac{1}{2}$ min in Abb. 14, oder auch für längere Zeit während eines Aktivitätsschubes bei einem intakten Tier (S. 447).

c) Welche Rückschlüsse lassen sich aus den bisherigen Ergebnissen auf die *Steuerung der Tarsenbewegungen beim Laufen* ziehen? Damit beim Schreiten ein Bein abgehoben werden kann, muß der betreffende Fuß seinen Griff lösen (andernfalls blockiert sich das Tier selber, was gelegentlich beobachtet werden kann). Bei sehr langsam laufenden Tieren kann man die Loslaßbewegung direkt beobachten. Diejenigen Reize (vor allem Tarsenkontakt), die beim ruhenden Tier für Greifen und Halten verantwortlich sind, bestehen aber auch am Ende der Stemmphase, ehe der Fuß abgehoben wird. Deshalb ist zu fordern, daß der Einfluß dieser Reize beim Loslassen auf zentralem Wege unterdrückt wird.

Die unmittelbar während des Laufens zu beobachtenden Bewegungen des Tarsus beim fixierten Hinterbein scheinen regellos und lassen keine Koordination mit den Schreitbewegungen der Vorder- und Mittelbeine erkennen. Es tritt jedoch immer wieder vorübergehend eine fast vollständige Streckung im Prätarsusgelenk auf, die als Loslaßbewegung aufzufassen ist. Wird eine Loslaßbewegung durch einen Reiz (am Abdomen oder am Fuß, S. 434) ausgelöst, so nimmt anschließend der Tonus gewöhnlich nur langsam wieder zu, und die Latenz einer Reaktion auf Klopfreiz ist zunächst verlängert. Es ist daher denkbar, daß der Einfluß von Laufaktivität auf diese beiden Parameter beim Fuß des fixierten Hinterbeines (S. 430) ebenfalls auf die Weise zustande kommt, daß dieser zu Loslaßbewegungen veranlaßt wird.

Tonus und Latenz sind meist noch mehrere Minuten nach dem Auftreten der Loslaßbewegungen verändert. Treffen die bisherigen Annahmen zu, so bedeutet dies, daß der oben geforderte hemmende Einfluß sich zwar rasch entwickeln kann, jedoch eine gewisse Zeit benötigt, um wieder

abzuklingen. Selbst bei langsamem Laufen (1 cm/sec) dauert die Schwingphase nur 0,2 sec (WENDLER, 1964); ein Fuß muß also unmittelbar nach dem Loslassen wieder greifen. Das bedeutet: Entweder klingt der für die Loslaßbewegung geforderte hemmende Einfluß sofort wieder so weit ab, daß der nächste Kontaktreiz bereits wieder auf dieselbe Weise eine Greifreaktion auslösen kann wie beim ruhenden Tier; oder dieser Weg ist zentral noch blockiert, und das Greifen kommt auf andere Art zustande.

Möglicherweise liegt dem Laufen ein zentralnervöses „Programm“ (BÄSSLER, 1967) mit einem speziellen Greifkommando zugrunde. Das Greifen würde dann zwar wohl ebenfalls durch den Kontaktreiz ausgelöst, wäre jedoch nicht mit der „normalen“ reflektorischen Aktivierung gleichzusetzen.

Geht man von dieser Möglichkeit aus, so erhebt sich die Frage: Wird der zentrale Mechanismus, der dem Winken zugrunde liegt, während des Laufens in Anspruch genommen? Oben (S. 455) wurde bereits darauf hingewiesen, daß das Winken gerade dann auftritt, wenn Anzeichen für hemmende Einflüsse auf das Krallenbeugersystem zu beobachten sind. Wie erwähnt, kommt es allerdings während des Laufens höchstwahrscheinlich zu einer Unterdrückung von bereits vorher ausgelöstem Winken. Dies spricht nur scheinbar gegen die Möglichkeit, daß der Winkmechanismus beim Laufen beansprucht wird. Für das Auftreten koordinierter Bewegungsweisen könnte es durchaus notwendig sein, daß solch ein zur Oszillation fähiges Teilsystem einer hemmenden Kontrolle unterliegt und seine Aktivität nur in Abhängigkeit von anderen Teilsystemen entfalten kann. Es ist allerdings denkbar, daß der „Winkmechanismus“ latent aktiviert ist (S. 456).

Dennoch ist die Vorstellung, das „Winksystem“ könnte während des Laufens eine Rolle spielen, aus verschiedenen Gründen problematisch. Zum Beispiel ist bei einer Laufgeschwindigkeit von 2,5 cm/sec die Zahl der Schritte pro Minute bereits 40, und bei 10 cm/sec beträgt sie ca. 140. Beschleunigt man das Winken durch starke repetitive Klopfreize, so kann man etwa bis zu 30 Bewegungen der typischen Form pro Minute erzielen. Bei schnellem Laufen müßte die Frequenz erheblich erhöht werden. Außerdem sinkt bei einer Erhöhung der Laufgeschwindigkeit von 1 auf 10 cm/sec die Dauer der Stemmphase etwa von 3 auf 0,3 sec ab, was für die Greifdauer ebenfalls gelten muß. Zwar verkürzt sich bei einer Beschleunigung des Winkens durch repetitive Klopfreize auch die Bewegungsdauer (bis auf 0,7 sec); dabei nimmt die Amplitude aber stark ab. Zumindest für schnelles Laufen müßte man daher wohl eher annehmen, daß während der Stemmphase gar nicht mehr der ganze „Winkvorgang“ ablaufen kann, sondern daß dieser beim Loslassen inhibitorisch gestoppt wird. Daß derartige prinzipiell möglich ist, zeigen

die vereinzelt Fälle, in denen ein Klopfreiz zum abrupten Abbruch der Winkbewegung führt (Abb. 23c).

d) Unabhängig davon, ob sich eine funktionelle Bedeutung des „Winkmechanismus“ nachweisen läßt, ist das Auftreten einer derartigen periodischen Aktivitätsform bei einem Extremitätenmuskel eines Insekts bemerkenswert. Daher erscheint ein *Vergleich des Winkens mit dem Verhalten anderer Oszillatoren* gerechtfertigt.

Ein ausführlich untersuchtes System, mit dem sich der Mechanismus des Winkens in verschiedener Hinsicht vergleichen läßt, ist das Herzganglion der Krebse (Zusammenfassungen: HAGIWARA, 1961; BULLOCK u. HORRIDGE, 1965). So fanden z.B. WATANABE u.a. (1967) bei Ableitungen von Pacemaker-Potentialen im Herzganglion von *Squilla mantis* ein relatives Refraktärverhalten, ähnlich wie bei der Beeinflussung des Winkens mit Klopfreizen. Hyperpolarisation der Pacemaker-Zellen durch Gleichstrom oder Reizung eines Inhibitor-Axons vergrößert die Abstände zwischen den langsamen Potentialen (bzw. Spike-bursts, vgl. auch HAGIWARA, 1961). Bei entsprechender Intensität unterdrückt dies die Aktivität vollständig. Dazu stellt die Beeinflussung des Winkens durch Abdomenreizung eine Parallele dar. Verändern sich bei den Herzganglien die Abstände zwischen den Spike-bursts bzw. den langsamen Potentialen (durch inhibitorische Einflüsse, WATANABE et al., 1967, oder durch Einwirkung von Perikard-Extrakt, BROWN, 1964), so ändern sich gewöhnlich auch die beiden letzteren, jedoch nicht immer in gleicher Weise. Dem entspricht die z.T. widersprüchliche Beziehung zwischen Pausen- und Bewegungsdauer beim Winken (S. 446).

Ein Verhalten, mit dem das Winken ebenfalls Gemeinsamkeiten aufweist, ist das periodisch auftretende spontane Zurückziehen des Auges bei *Carcinus* („blinking“; 3–12mal/min; BURROWS, 1967; SANDEMAN, 1967). Es beruht vorwiegend auf der Aktivität eines einzigen Motoneurons (Serien von 80–180 Spikes, Dauer 0,2–0,4 sec) und hat einen rein zentralen Ursprung (was auch für das Winken anzunehmen ist). Durch Reizung verschiedener Nerven erhält man inhibitorische bzw. excitatorische Beeinflussung, ähnlich wie bei Einwirkung von äußeren Einflüssen auf das Winken. Auch hier tritt die Autoaktivität fast nie am intakten unbeeinflussten Tier auf, und sie unterbleibt während des Laufens.

Es ist denkbar, daß die eben hervorgehobenen Ähnlichkeiten zwischen dem Winkmechanismus und den zum Vergleich herangezogenen Systemen auf Gemeinsamkeiten der zugrunde liegenden nervösen Schaltung beruhen; es handelt sich hierbei möglicherweise um Beispiele für ein weiter verbreitetes Prinzip. Einen Hinweis hierfür kann man bereits darin erblicken, daß nach einer CO₂-Narkose gelegentlich auch die Coxa eines Stabheuschreckenbeines periodisch hin- und herbewegt wird (in

einem Fall mindestens $\frac{1}{4}$ Std lang mit einer Frequenz von 28 Bewegungen/min).

WILSON (1966, 1967) nimmt an, daß den koordinierten Beinbewegungen beim Laufen ein Zusammenspiel mehrerer neuronaler Oszillatoren zugrunde liegt, und stellt die Frage nach deren Typ. Weitere Untersuchungen sollen klären, ob möglicherweise das Winken hierfür als Modell in Betracht kommt.

Literatur

- BÄSSLER, U.: Das Stabheuschreckenpraktikum. Stuttgart: Franckh 1965.
- Zur Regelung der Stellung des Femur-Tibia-Gelenkes bei der Stabheuschrecke *Carausius morosus* in der Ruhe und im Lauf. *Kybernetik* **4**, 18—26 (1967).
- BROWN, H. F.: Electrophysiological investigations of the heart of *Squilla mantis*. III. The mode of action of pericardial organ extract on the heart. *J. exp. Biol.* **41**, 723—734 (1964).
- BULLOCK, T. H., and G. A. HORRIDGE: Structure and function in the nervous systems of invertebrates. San Francisco: W. H. Freeman & Co. 1965.
- BURROWS, M.: Reflex withdrawal of the eyecup in the crab *Carcinus*. *Nature (Lond.)* **215**, 56—57 (1967).
- DETHIER, V. G., R. L. SOLOMON, and L. H. TURNER: Sensory input and central excitation and inhibition in the blowfly. *J. comp. physiol. Psychol.* **60**, 303—313 (1965).
- DRESDEN, D., and E. D. NIJENHUIS: Fibre analysis of the nerves of the second thoracic leg in *Periplaneta americana*. *Proc. Acad. Sci. Amst. (C)* **61**, 213—223 (1958).
- FRANZISKET, L.: Untersuchungen zur Spezifität und Kumulierung der Erregungsfähigkeit und zur Wirkung einer Ermüdung in der Afferenz bei Wischbewegungen des Rückenmarksfrosches. *Z. vergl. Physiol.* **34**, 525—538 (1953).
- HAGIWARA, S.: Nervous activities of the heart in crustacea. *Ergebn. Biol.* **24**, 287—311 (1961).
- HEILIGENBERG, W.: Ursachen für das Auftreten von Instinktbewegungen bei einem Fische (*Pelmatochromis subocellatus kribensis* BOUL., Cichlidae). *Z. vergl. Physiol.* **47**, 339—380 (1963).
- The suppression of behavioral activities by frightening stimuli. *Z. vergl. Physiol.* **50**, 660—672 (1965).
- HOYLE, G.: The anatomy and innervation of locust skeletal muscle. *Proc. roy. Soc. B* **143**, 281—292 (1955).
- PRINGLE, J. W. S.: The reflex mechanism of the insect leg. *J. exp. Biol.* **17**, 8—17 (1940).
- RIJLAND, P.: Les manifestations électriques du tonus et des contractions volontaires et réflexes chez les Arthropodes. *C. R. Soc. Biol. (Paris)* **3**, 631—635 (1932).
- ROEDER, K. D.: The control of tonus and locomotor activity in the praying mantis (*Mantis religiosa* L.). *J. exp. Zool.* **76**, 353—374 (1937).
- SANDEMAN, D. C.: Excitation and inhibition of the reflex eye withdrawal of the crab *Carcinus*. *J. exp. Biol.* **46**, 475—485 (1967).
- USHERWOOD, P. N. R., and P. MACHILI: Pharmacological properties of excitatory neuromuscular synapses in the locust. *J. exp. Biol.* **49**, 341—361 (1968).
- WATANABE, A., S. OBARA, and T. AKIYAMA: Pacemaker potentials for the periodic burst discharge in the heart ganglion of a stomatopod, *Squilla oratoria*. *J. gen. Physiol.* **50**, 839—862 (1967).

- WENDLER, G.: Laufen und Stehen der Stabheuschrecke *Carausius morosus*: Sinnesborstenfelder in den Beingelenken als Glieder von Regelkreisen. Z. vergl. Physiol. **48**, 198—250 (1964).
- WILSON, D. M.: Insect walking. Ann. Rev. Entomol. **11**, 103—122 (1966).
- Stepping patterns in tarantula spiders. J. exp. Biol. **47**, 133—151 (1967).
- , and W. J. DAVIS: Nerve impulse patterns and reflex control in the motor system of the crayfish claw. J. exp. Biol. **43**, 193—210 (1965).

CHRISTIAN WALTHER

Zoologisches Institut der Universität
8 München 2, Luisenstraße 14

Lebenslauf

Am 17. 4. 1940 wurde ich, JOHANN CHRISTIAN WALTHER, in Braunschweig geboren als Sohn des Dr. LOTHAR WALTHER (jetzt OStR i.R.) und seiner Frau WALTRAUD, geb. ROHRIG. Meine frühe Kindheit verbrachte ich zunächst bei Braunschweig, später bei Starnberg. 1949 erfolgte der Umzug nach München. Von 1950 bis 1959 besuchte ich dort das humanistische Maximilians-Gymnasium, an dem ich mein Abitur ablegte. 1959/60 begann ich in Tübingen mein naturwissenschaftliches Studium mit den Grundvorlesungen in Biologie, Chemie, Physik sowie mathematischen Übungen für Naturwissenschaftler. Anschließend ging ich ins Ruhrgebiet, wo ich mit einer Gruppe anderer Studenten ein Werksemester unter der Leitung des Evangelischen Studienwerks Villigst verbrachte. Ab dem Sommersemester 1961 setzte ich mein Studium in München fort, wobei der Schwerpunkt zunächst auf Zoologie und Physik lag. Seit 1962 nahm ich auch an den vorklinischen Praktika der medizinischen Fakultät teil, um 1964 das Physikum abzulegen. Neurophysiologie und Verhaltensforschung wurden im Laufe des Studiums zu meinen Hauptinteressengebieten. Im November 1964 begann ich bei Prof. Dr. H. AUTRUM meine Doktorarbeit, mit der ich mich bis jetzt beschäftigt habe. Seit Januar 1968 bin ich verheiratet.

